UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

FACULTE MIXTE DE MEDECINE ET DE PHARMACIE

Année 1951 N° 9

Etudes Anatomiques et Physiologiques sur les Fosses nasales des Rongeurs

THESE

pour le Doctorat en Médecine

Présentée et soutenue publiquement en Janvier 1951

PAR

Hubert PLANEL

MEMBRES DU JURY....

MM. NANTA, *Président.*
CALVET
LAZORTHES } *Assesseurs*
BIMES
MARQUÈS, *Suppléant.*

TOULOUSE
IMPRIMERIE TOULOUSAINE
Vve LION & FILS
2, rue Romiguières, 2
1951

PLANEL (Hubert).

Etudes Anatomiques et Physiologiques sur les Fosses Nasales des Rongeurs.

Imprim. Toulousaine, 1951, in-8°, 172 pages.

Thèse Médecine, Toulouse, 1951, N° 9.

PLANEL (Hubert).

Etudes Anatomiques et Physiologiques sur les Fosses Nasales des Rongeurs.

Imprim. Toulousaine, 1951, in-8°, 172 pages.

Thèse Médecine, Toulouse, 1951, N° 9.

PLANEL (Hubert).

Etudes Anatomiques et Physiologiques sur les Fosses Nasales des Rongeurs.

Imprim. Toulousaine, 1951, in-8°, 172 pages.

Thèse Médecine, Toulouse, 1951, N° 9.

PLANEL (Hubert).

Etudes Anatomiques et Physiologiques sur les Fosses Nasales des Rongeurs.

Imprim. Toulousaine, 1951, in-8°, 172 pages.

Thèse Médecine, Toulouse, 1951, N° 9.

Etudes Anatomiques et Physiologiques

sur

les Fosses nasales des Rongeurs

UNIVERSITE DE TOULOUSE

FACULTÉ MIXTE DE MÉDECINE ET DE PHARMACIE

TABLEAU DU PERSONNEL

Doyen	MM. LEFEBVRE
Assesseur	BRUSTIER
Doyens honoraires	GORSE, CALVET

PROFESSEURS HONORAIRES

MM. RISPAL — MM. MERIEL — MM. RIBAUT
LAFFORGUE — VALLOIS — SERR.

PROFESSEURS

Clinique de neurologie et de psychiatrie	MM. RISER
Clinique médicale	TAPIE, ROQUES
Clinique obstétricale	GUILHEM
Physiologie	SOULA
Clinique chirurgicale et du cancer	DUCUING
Physique biologique et médicale	BUGNARD
Clinique des maladies cutanées et syphilitiques	NANTA
Chimie et Toxicologie	BRUSTIER
Pathologie générale et médecine expérimentale	SENDRAIL
Clinique chirurgicale et gynécologique	LEFEBVRE
Anatomie	LAZORTHES
Histoire naturelle	DELAS
Clinique médicale infantile et puériculture	SOREL (R.)
Pharmacie	CAUJOLLE
Pathol. interne et clinique des maladies de la tuberculose	MOREL
Bactériologie, hygiène, médecine sociale	ANDRIEU
Clinique chirurgicale infantile et orthopédie	VIRENQUE
Clinique des maladies des voies urinaires	FABRE (P.)
Matière médicale	VINCENT
Hydrologie thérapeutique et climatologie	MERIEL
Anatomie pathologique	FABRE (J.)
Clinique oto-rhino-laryngologique et chirurgie	CALVET
Clinique ophtalmologique	CALMETTES
Chimie biologique	VALDIGUIE
Médecine légale et du travail	PLANQUES
Histologie et embryologie	BROUSSY
Médecine sociale	BOUNHOURE
Thérapeutique	GADRAT
Pathologie chirurgicale	GRIMOUD
Stomatologie	CADENAT

PROFESSEURS SANS CHAIRE

Anatomie	MM. COULOUMA
Physiologie	BAISSET (M.)

MAITRES DE CONFÉRENCES AGRÉGÉS

Anatomie	MM. POULHÈS
Histologie	BIMES
Sciences Naturelles	BOUISSET
Bactériologie	Mme ENJALBERT
Chimie Biologique	MM. POLONOVSKI
Physique Médicale	AUVERGNAT
Pharmacie	COUTURIER
Chimie générale pharmaceutique	BLANC
Botanique	Mme DULUCQ-MATHOU

AGRÉGÉS

Médecine	MM. DARNAUD, GÉRAUD, DARDENNE, LAPORTE, BAUDOT.	Chirurgie

	MM. RIEUNAU
	DIEULAFE
	DAMBRIN (P.)
Ophtalmologie	MM. DEODATI
Physique Médicale	MARQUÈS
Obstétrique	PONTONNIER
O. R. L.	CLAUX
Urologie	LHEZ

COURS COMPLEMENTAIRES

Cours d'obstétrique aux élèves sages-femmes	MM. GUILHEM
Chimie pathologique	VALDIGUIÉ
Chimie biologique	DOUSTE-BLAZY
Chimie minérale	BLANC
Physique pharmaceutique	AUVERGNAT
Dermatologie et syphiligraphie	BAZEX
Législation pharmaceutique	BOUISSET
Tuberculose	MOREL
Chirurgie pulmonaire	DAMBRIN (P.)
Parasitologie	LASSERRE
Cryptogamie	Mme DULUCQ-MATHOU
Chimie analytique	MM. BLANC
Hydrologie et Géologie	ASTRE
Anatomie médico-chirurgicale	THOMAS
Pharmacodynamie médécine	BAISSET
Pharmacodynamie pharmacie	CAUJOLLE
Hygiène	LAPORTE
Urologie	LHEZ
Ophtalmologie	DEODATI
Neuro-Chirurgie	LAZORTHES
Mycologie	MORQUER
Psychiatrie	GAYRAL
Physiologie	COLOMBIÉS
Secrétaire de la Faculté	M. ARGILAS

La Faculté déclare n'être pas responsable des opinions émises par les candidats.
(Délibération en date du 12 mai 1891).

UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

FACULTE MIXTE DE MEDECINE ET DE PHARMACIE

Année 1951 N° 9

Etudes Anatomiques et Physiologiques sur les Fosses nasales des Rongeurs

THESE

pour le Doctorat en Médecine

Présentée et soutenue publiquement en Janvier 1951

PAR

Hubert PLANEL

MEMBRES DU JURY.... MM. NANTA, *Président.*
CALVET
LAZORTHES
BIMES
MARQUÈS, *Suppléant.*
Assesseurs

TOULOUSE
IMPRIMERIE TOULOUSAINE
Vve LION & FILS
2, rue Romiguières, 2
1951

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

A MES PARENTS

A MES MAITRES DE LA FACULTÉ ET DES HOPITAUX

A MES CAMARADES DE L'INTERNAT

ET DU LABORATOIRE

AVANT-PROPOS

Nous remercions tout d'abord très respectueusement M. le Docteur NANTA, Professeur de Clinique des maladies cutanées et syphilitiques; M. le Doyen CALVET, Professeur de Clinique d'oto-rhino-laryngologie et chirurgie maxillo-faciale; M. le Docteur LAZORTHES, Professeur d'Anatomie; M. le Docteur BÎMES, Maître de Conférences, agrégé d'Histologie, qui, en acceptant de juger ce travail ont confirmé par là toute la bienveillance qu'ils ont toujours bien voulu nous témoigner.

Nous remercions très vivement, et en toute sincérité, M. le Professeur BÎMES qui, tout en dirigeant notre formation histologique, nous a conduit vers le sujet de ce travail.

Nous remercions également tous nos camarades du laboratoire et notamment Mlle BARRAUD, M. DUPRÉ, Moniteur d'Histologie, et M. DIEUDONNÉ. Nous tenons à remercier tout spécialement M. SERRES qui a réalisé avec beaucoup de compétence la partie microphotographique de cette étude. Nous assurons enfin de toute notre reconnaissance Mme AMSTER, Mme LOIR et Mlle LAGARDE pour leur importante contribution à la réalisation technique de ce travail.

Introduction

Les fosses nasales chez les Rongeurs ainsi que chez tous les animaux macrosmatiques présentent un haut degré de développement, l'olfaction jouant un rôle essentiel dans leur comportement.

Il est dès lors intéressant d'en étudier la structure et la physiologie : c'est là le double but de ce travail.

En réalité, les fosses nasales chez les Rongeurs posent des problèmes si nombreux que nous ne saurions les aborder tous ici. Disons aussi que nous serons obligés à plusieurs reprises de faire appel à des travaux d'Histologie et de Physiologie comparées.

Sans avoir nullement la prétention de donner à ce travail la valeur d'une mise au point, nous en prendrons cependant l'ordonnance classique, envisageant successivement, l'Anatomie générale, l'Embryologie, l'Histologie générale et topographique et l'Histophysiologie, résumant au cours des différentes conclusions notre contribution personnelle.

Techniques et Matériel utilisés

Nous avons étudié les fosses nasales chez les Rongeurs utilisés couramment dans les laboratoires : Cobayes, Lapins, Rats albinos et Souris.

Nous avons étudié par coupes sériées ou semi-sériées les fosses nasales du Cobaye : chez un fœtus de 6 cm. :

2 nouveaux-nés
2 impubères
8 adultes mâles et femelles
4 castrés mâles et femelles

du Rat : chez 4 adultes mâles et femelles

de la Souris : chez 1 embryon de 13 jours
4 adultes mâles et femelles

du Lapin : chez des embryons sacrifiés à la 205ème, 209ème, 211ème, 216ème 234ème, 245ème heure.
au 9e, 13e, 14e, 15e jour.
2 adultes mâles

Tous ces blocs après fixation au Dubosc-Brazil ont été décalcifiés pendant un à trois jours par le réactif picronitrique renouvelé biquotidiennement et maintenu à 37° à l'exception évidemment des pièces embryonnaires.

L'inclusion a été faite le plus souvent sous vide, ce qui a permis une meilleure pénétration de la paraffine dans les

pièces. Nous avons réalisé le vide à l'aide d'une pompe à eau, les pièces étant disposées dans un dessicateur lui-même placé dans une étuve à 55°.

Les coupes ont été colorées le plus souvent suivant la méthode trichromique de Masson.

Les travaux d'expérimentation ont été réalisés chez le Cobaye; les frottis vaginaux, obtenus après instillation de sérum physiologique, ont été fixés immédiatement à l'alcool à 90°, puis colorés par l'hématoxyline et le mélange éosine orange G.

Nous décrirons plus loin la technique utilisée pour la section du bulbe olfactif et la destruction de l'organe de Jacobson.

CHAPITRE PREMIER

Anatomie Générale

Les fosses nasales sont constituées par deux cavités symétriques, séparées par une cloison verticale.

Elles s'ouvrent en avant par les narines; en arrière, elles débouchent dans le pharynx par deux orifices ou choanes. Elles sont séparées de la cavité buccale par le palais. Des cloisons partielles ou cornets insérées sur ses faces externe et supérieure en compliquent la structure.

Elles comprennent trois régions, tant du point de vue anatomique que physiologique et histologique.

1. *Région antérieure :* Ce sont les vestibules, ouverts en avant par deux orifices ou narines, limités par des cartilages, fusionnés sur la ligne médiane, en continuité avec le cartilage de la cloison. Tapissées par un épithélium malpighien, ce sont de simples régions de passage ne s'étendant que sur le 1/10 de la longueur totale des fosses nasales et n'ayant que le 1/5 de la largeur maximum de celles-ci (Cobaye).

2. *Région moyenne :* C'est la région respiratoire des fosses nasales, à parois osseuses, limitées par une muqueuse pré-

sentant un épithélium cylindrique cilié et contenant de nombreuses formations glandulaires et vasculaires.

C'est la région la plus étendue et la plus large des fosses nasales.

C'est une région de passage, mais c'est aussi le lieu de la filtration, de l'humidification et du réchauffement de l'air inspiré.

3. *Région postérieure :* C'est la région sensorielle, dont la muqueuse est revêtue par l'épithélium olfactif, point de départ des sensations olfactives. Les fosses nasales s'ouvrent en arrière dans le canal naso-pharyngien dont l'orifice nasal est situé très en avant, juste au-dessous de la portion antérieure de la région olfactive chez le Cobaye. Le canal naso-pharyngien s'étend ainsi sous la région seusorielle puis, plus en arrière, sous le corps du sphénoïde· Il faut donc remarquer que l'orifice du naso-parynx n'est pas situé à la limite postérieure des fosses nasales mais plus exactement juste en arrière de la région respiratoire.

Disons d'emblée que cette classification n'est pas absolument rigoureuse : dans la région moyenne, à fonction classiquement uniquement respiratoire, on peut voir en effet des territoires tissulaires à fonction sensorielle et plus exactement olfactive : il s'agit de l'organe de Jacobson ou organe vomero-nasal, situé dans la partie antérieure de la cloison et de l'organe olfactif de Masera, situé dans la région moyenne du septum. Dans la portion antérieure de la région olfactive également, seules les parties supérieures des parois sont recouvertes de muqueuse sensorielle.

LES PAROIS OSSEUSES DES FOSSES NASALES CHEZ LES RONGEURS

Les cavités nasales chez les Rongeurs sont beaucoup plus développées que dans les autres ordres de Mammifères en général, mais leurs parois osseuses se distinguent peu du squelette habituel.

On distingue (fig. 1) :

1° La voûte.

Elle comprend deux segments faisant entre eux un angle obtus : un segment postérieur court, formant à la fois la voûte et la paroi postérieure des fosses nasales, un segment antérieur beaucoup plus long s'étendant tout le long du museau.

a) Le segment antérieur.

Il est constitué essentiellement par les os nasaux : ceux-ci particulièrement bien développés chez les Rongeurs, sont très allongés dans le sens sagittal. Ils sont séparés l'un de l'autre par la suture médio-nasale toujours bien visible; leur face supérieure est lisse, leur face inférieure présente une petite lamelle osseuse limitant une fossette ouverte en arrière bien visible chez le Lapin appelé marsupium nasale. Ils s'unissent en arrière avec le frontal au niveau de l'épine nasale des os frontaux et latéralement avec l'apophyse frontale des inter-maxillaires.

Plus en arrière ce segment antérieur de la paroi osseuse formant la voûte des fosses nasales est constitué par les deux os frontaux. Ils ne s'étendent que sur une courte portion de la région olfactive.

b) *Le segment postérieur :* Il est limité en avant par la lame criblée de l'ethmoïde et plus en dehors par l'os lacrymal, petit os intercalé entre l'orbite en dehors et la cavité nasale en dedans.

— Plus en arrière la cavité nasale est limitée par le corps du sphénoïde antérieur : ce dernier avec le sphénoïde postérieur formera d'autre part le toit du canal naso-pharyngien.

c) *La paroi externe :* Elle est formée par

1. L'os intermaxillaire; situé juste au-dessous des narines, il contribue à former la paroi externe des fosses nasales par sa portion principale ou corps, prolongée en arrière par l'apophyse frontale qui remonte en haut et en arrière et s'accole à l'apophyse maxillaire du frontal. Il contient la portion terminale du canal naso-lacrymal.

2. Le maxillaire supérieur : situé en arrière de l'intermaxillaire. il est creusé à ce niveau par le canal naso-lacrymal et par le sinus maxillaire.

3. L'ethmoïde : il s'agit ici des portions latérales de l'ethmoïde qui s'unissent en dedans à la lame criblée : on

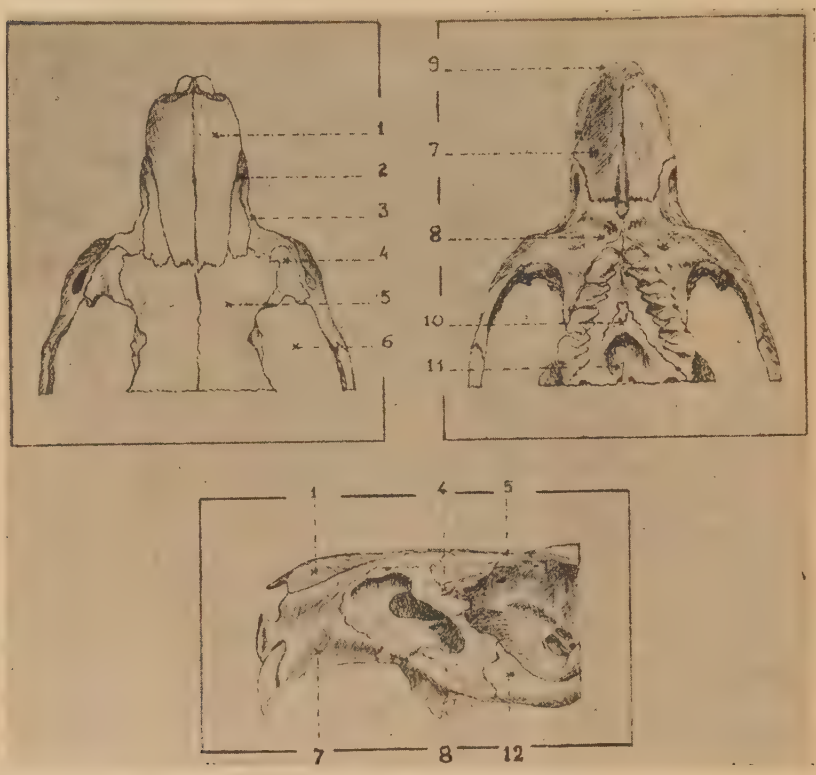

Fig. 1. — **Squelette des Fosses Nasales du Cobaye.**
En haut à gauche : Face supérieure.
En haut à droite : Face inférieure.
En bas : Face latérale.

1. Os nasaux; 2. Apophyse frontale de l'os intermaxillaire; 3. Apophyse orbitaire de l'os maxillaire supérieur; 4. Os lacrymal; 5. Os frontaux; 6. Orbite; 7. Os intermaxillaires; 8. Os maxillaire supérieur; 9. Incisives; 10. Os palatins; 11. Orifice postérieur du canal naso-pharyngien; 12. Os malaire.

les appelle labyrinthes; elles sont formées par des lamelles, contournées les unes sur les autres, cornets ethmoïdaux, limitant entre elles des espaces communiquant avec les fosses nasales, appelés conques ou cellules ethmoïdales.

d) *Paroi inférieure ou plancher des fosses nasales.*

1. L'os intermaxillaire : il forme environ la moitié antérieure du plancher des fosses nasales; il loge dans sa région toute antérieure les racines des deux incisives et juste en arrière celles des incisives de réserve, beaucoup plus petites. Les os intermaxillaires émettent sur la ligne médiane les processus palatins qui s'accolent l'un à l'autre et qui vont contribuer à former une partie de la cloison. Plus en arrière, les deux os intermaxillaires qui s'étaient fusionnés sur la ligne médiane tendent à s'écarter l'un de l'autre laissant ainsi le plancher des fosses nasales dénué de tout soutien osseux.

2. Les maxillaires supérieurs contribuent également à former le plancher des fosses nasales par l'intermédiaire des apophyses palatines soudées sur la ligne médiane.

3. Les portions horizontales des deux palatins enfin, percées latéralement des trous palatins, terminent cette paroi des fosses nasales.

Il faut ajouter que chez les Rongeurs ainsi que chez nombreux autres Vertébrés, cavité buccale et cavité nasale communiquent entre elles par deux petits conduits : les canaux naso-palatins. Ils sont situés juste en arrière des petites incisives accessoires. Ils forment la limite entre le palais primitif en avant, constitué par l'os intermaxillaire et le palais secondaire constitué par les maxillaires supérieurs et les os palatins.

e) *Cloison nasale.*

Cloison médiane, verticale, séparant les deux cavités nasales. Nous préciserons sa structure, en général peu étudiée, chez les Rongeurs et nous décrirons plus spécialement la cloison nasale du Cobaye.

Nous distinguerons trois portions en allant d'avant en arrière :

1ère portion : Elle comprend la région respiratoire et le quart de la région olfactive; à ce niveau la cloison est complète, séparant entièrement les cavités nasales droite et gauche.

Elle est constituée essentiellement par la lame cartilagineuse septale. Celle-ci présente à considérer un bord supérieur et un bord inférieur.

— Le bord inférieur repose en avant sur les processus palatins, médians des intermaxillaires; signalons qu'ils vont former en arrière la capsule osseuse de l'organe de Jacobson; ils sont l'homologues du prévomer des espèces inférieures d'après Broom.

Plus en arrière, le bord inférieur du cartilage repose sur le vomer qui est composé à ce niveau par une lamelle osseuse impaire médiane dont le bord inférieur s'appuie sur les apophyses palatines du maxillaire supérieur.

— Le bord supérieur s'appuie sur les os nasaux.

Dans cette première portion, la cloison nasale est formée ainsi par le cartilage de la cloison, sauf dans sa portion inférieure où elle est de structure osseuse.

2ème portion : Portion très courte au niveau de laquelle la cloison est incomplète, cavité nasale droite et cavité nasale gauche communiquant librement l'une avec l'autre par leurs portions inférieures (fig. 2).

Le vomer sur lequel reposait le cartilage de la cloison se détache en effet du plancher des fosses nasales et se prolonge de chaque côté du cartilage par deux lames très minces qui se dirigent en arrière vers le labyrinthe ethmoïdal.

La cloison présente à ce niveau un bord inférieur libre.

Cette portion inférieure non cloisonnée des fosses nasales représente l'orifice antérieur du canal naso-pharyngien.

— L'extrémité supérieure du cartilage entre toujours en contact avec les os nasaux.

3ème portion : Elle s'étend le long de la moitié postérieure de la portion sensorielle. La cloison est de nouveau complète; à ce niveau en effet, les deux lames osseuses situées contre le cartilage de la cloison émettent deux expansions latérales, ou ailerons du vomer qui viennent buter contre la paroi externe des fosses nasales représentée par les labyrinthes ethmoïdaux. Ces ailerons forment un véritable plancher pour l'arrière fond des fosses nasales; ils séparent ainsi fosses nasales et canal naso-pharyngien situé en dessous d'eux. Ajoutons que cette cloison cartilagineuse s'étend légèrement en dessous de ce plancher, et vient faire saillie dans la paroi supérieure du canal naso-pharyngien.

Enfin dans la région toute postérieure de cette troisième portion, le cartilage nasal est progressivement remplacé par la lame verticale de l'ethmoïde creusée d'une large cavité médullaire que nous avons d'ailleurs observée chez d'autres Rongeurs; le toit des fosses nasales à ce niveau est formé par les deux os frontaux.

ASPECT MACROSCOPIQUE

I. *Face interne* (fig. 2).

Elle est représentée par la cloison nasale que l'on voit interrompue en arrière au niveau de l'orifice du canal naso-pharyngien. Elle bute dans la région postérieure sur la lame criblée de l'ethmoïde légèrement inclinée en bas et en avant.

Cette cloison nasale présente chez les Rongeurs, en son centre, un important renflement, situé un peu en avant et au-dessus de l'orifice antérieur du canal naso-pharyngien. Il correspond à un gros amas glandulaire, la glande séreuse septale recouverte en partie par un épithélium sensoriel de type olfactif formant l'organe olfactif de la cloison décrit par R. Masera en 1942. Cette saillie envoie des prolongements :

— antérosupérieur
— antéroinférieur
— post-supérieur peu net
— post-inférieur.

On remarque en outre la saillie de l'organe vomero-nasal, dans la partie inférieure de la cloison; son extrémité antérieure est comme on le voit, dirigée vers les narines mais en reste très nettement séparée; son extrémité postérieure est effilée.

II. *Face externe* (fig. 2).

Elle est rendue irrégulière par la préesnce des cornets.

Le cornet inférieur,

plus exactement appelé cornet maxillo-turbinal s'étend sur toute la longueur de la région respiratoire. Il s'insère sur la paroi latérale des fosses nasales au niveau de l'os intermaxillaire; c'est une simple lame incurvée d'abord en dehors, en-

suite en dedans (chez le Cobaye). Il est recouvert dans sa partie supérieure par le cornet naso-turbinal.

Chez le Lapin, le cornet maxillo-turbinal présente un maximum de complication structurale; il est formé par plusieurs lamelles indépendantes les unes des autres : les lamelles supérieures se divisent plusieurs fois donnant naissance à des rameaux secondaires et même tertiaires. Leur ensemble occupe la majeure partie de la région respiratoire des fosses nasales. Davies (1946) a pu calculer que la surface laissée libre dans cette région était d'environ de 0,15 cm2, c'est-à-dire guère plus étendue que la surface de l'orifice narinaire (0,12 cm2), malgré l'énorme augmentation générale des fosses nasales au niveau de ce cornet.

Chez le Lapin, au-dessus du cornet maxillo-turbinal, la paroi latérale des fosses nasales forme une saillie ou crête nasale au-dessus de laquelle se trouve une sorte de gouttière permettant à l'air inspiré de se rendre directement vers l'organe olfactif.

Le cornet moyen,
ou cornet naso-turbinal, s'insère sur la voûte des fosses nasales et sur la partie supérieure de la face externe. Il a la forme chez le Cobaye d'une lame verticale dont l'extrémité inférieure se termine par deux expansions situées dans le prolongement l'une de l'autre; l'ensemble ayant en coupe la forme d'un T renversé (fig. 16).

Chez le Rat (Dieulafé) son bord postérieur est encoché par l'extrémité antérieure du cornet ethmoïdal supérieur.

Chez le Lapin : il s'insère tout le long de la voûte et reste postéro-supérieur par rapport au cornet maxillo-turbinal.

— Entre le cornet maxillo-turbinal en avant et le cornet naso-turbinal en haut se trouve la fossette centro-turbinale, prolongée en avant par une dépression en forme de gouttière creusée dans le cornet inférieur. Entre celui-ci et le cornet naso-turbinal se trouve le canal inter-turbinal.

Les cornets supérieurs,
ou cornets ethmoïdaux; ils sont situés en arrière du cornet naso-turbinal et présentent chez les animaux macrosmatiques et en particulier che les Rongeurs un grand développement Ils sont formés en général par cinq lames insérées sur l'eth-

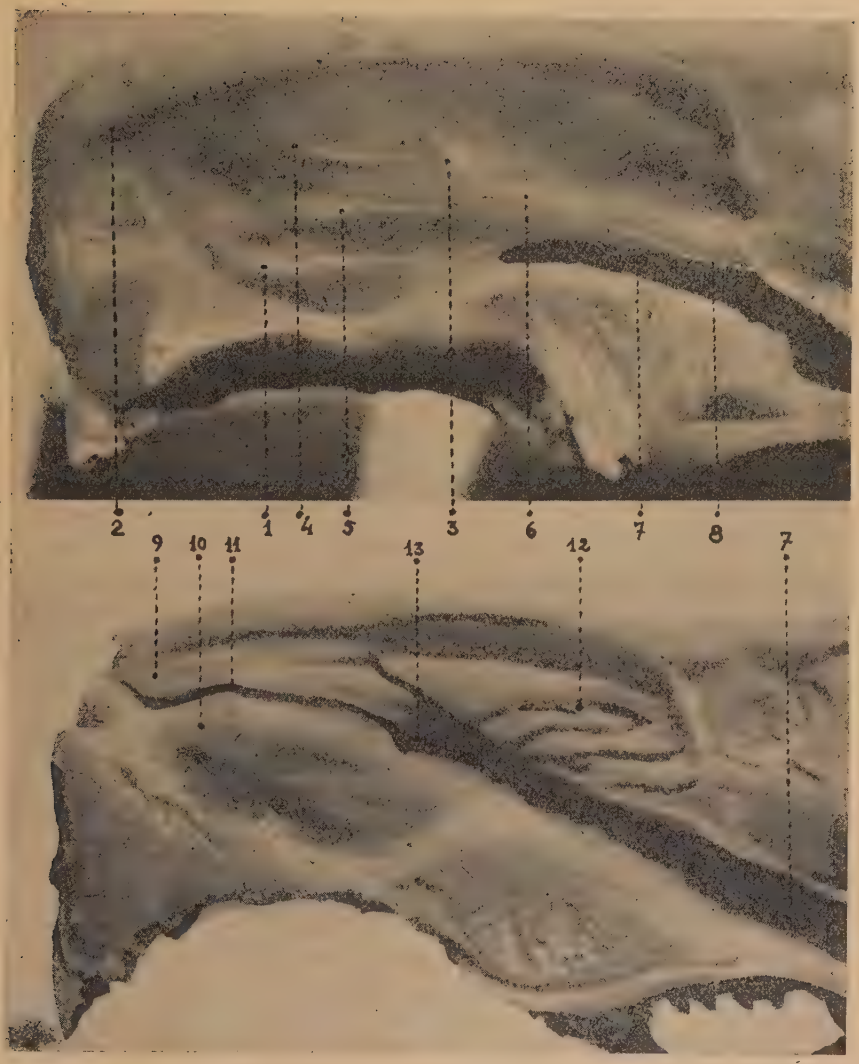

Fig. 2. — **Morphologie externe des Fosses nasales du Cobaye.**

En haut : cloison nasale. — En bas : face externe.

1. Organe de Jacobson; 2. Vestibule; 3. Organe de Masera; 4. Prolongement antéro-supérieur; 5. Prolongement antéro-inférieur; 6. Prolongement postéro-inférieur; 7. Canal naso-pharyngien; 8. Paroi inférieure de la région olfactive; 9. Cornet naso-turbinal; 10. Cornet maxillo turbinal; 11. Canal interturbinal; 12. Cornets naso-ethmoïdaux; 13. Fossette centro-turbinale.

moïde dont les extrémités antérieures, du moins pour les deux cornets supérieurs chez le Cobaye, sont fusionnées.

Le Rat a quatre cornets ethmoïdaux (Dieulafé), le supérieur étant le plus long.

Chez la Souris nous avons trouvé cinq cornets ethmoïdaux; dans la région toute postérieure le cornet situé le plus haut se trouve en quelque sorte emprisonné dans une cavité créée par l'accolement du cornet situé juste au-dessous de lui avec la cloison.

CAVITES ANNEXES

Les cavités annexes des fosses nasales ou sinus, sont peu développés chez les Rongeurs.

1. Le sinus maxillaire, creusé dans le maxillaire supérieur est de dimensions réduites; une grande partie du massif facial est occupée par la racine de l'incisive et le canal naso-lacrymal qui est excessivement développé. Le sinus maxillaire n'est visible sur coupes transversales que dans la région postérieure des fosses nasales. Il s'ouvre au niveau du méat moyen.

2. Le sinus ethmoïdal, est représenté par les espaces situés entre les cornets ethmoïdaux, c'est-à-dire par les méats interturbinaux; il n'y a pas à proprement parler de cavité creusée dans l'ethmoïde.

3. Le sinus sphénoïdal : chez les Rongeurs, ainsi que chez les Marsupiaux, les Edentés, les Insectivores (Dieulafé) le sinus sphénoïdal n'a pas de paroi antérieure; il fait partie de la région olfactive des fosses nasales.

4. Le sinus frontal : les Rongeurs en sont généralement dépourvus et pour notre part nous n'en avons jamais observé. Dieulafé indique cependant qu'il en a vu de petits chez le Cobaye.

CHAPITRE II

Embryologie

Les cavités nasales dérivent d'épaississements développés à partir de l'ectoderme céphalique qui se creusent secondairement en fossettes communiquant en arrière avec la cavité buccale.

Nous rappellerons brièvement les grands traits du développement des fosses nasales chez les Rongeurs; nous insisterons ensuite sur les premiers stades, nous attachant à montrer que l'on doit considérer le neuro-épithélium olfactif comme dérivant directement du neuro-épithélium télencéphalique.

1. — DEVELOPPEMENT GENERAL

Chez les Rongeurs comme chez les autres Mammifères, les fosses nasales apparaissent d'abord sous l'aspect d'un épaississement ectodermique droit et gauche formant la placode olfactive, situé de chaque côté du prosencéphale. Rapidement (Cobaye de 5 mm. de longueur totale - Dieulafé), (Lapin, 12ème jour du développement - Broman) cet épaississement se creuse en une fossette qui s'approfondit de plus en plus et se trouve limitée par les bourgeons nasaux interne et externe.

La placode olfactive à partir de laquelle se développe le neuro-épithélium olfactif est rejetée au fond de la fossette appelée alors gouttière olfactive; mais plus tard (embryon de 12 mm. de Cobaye) le bourgeon maxillaire va se confondre avec le bourgeon nasal interne et fermera ainsi la fente olfactive; elle devient dès lors un canal ouvert en avant (narines) et fermé en arrière; chaque canal émet un petit diverticule qui se dirige vers la ligne médiane : c'est l'ébauche de l'organe de Jacobson. L'orifice de celui-ci est bien situé alors au point déclive des fosses nasales comme le veut Broman (fig. 4); mais pour notre part nous n'avons trouvé cette situation que chez l'embryon. Le plancher de la cavité nasale ou palais primaire est constitué en avant par du mésenchyme recouvert d'épithélium; mais en arrière, seuls se soudent les épithéliums de revêtement des bourgeons nasaux interne et maxillaire supérieur qui unis l'un à l'autre forment une mince lame unicellulaire : c'est la lamelle bucco-nasale d'Hochstetter, décrite par cet auteur chez l'Homme, le Chat, le Lapin.

Dès ce stade de 12 mm. chez le Cobaye, on peut voir déjà sur la paroi externe l'ébauche des cornets maxillo-turbinal et naso-turbinal sous l'aspect de deux petites saillies allongées d'avant en arrière. A ce stade également les deux cavités nasales sont séparées l'une de l'autre par un bloc mésenchymateux occupé en son centre par la future cloison nasale.

Par la suite : (14 mm. chez le Cobaye) la membrane bucco-nasale disparaît (chez les Rongeurs, comme chez les Mammifères en général); les deux choanes primitives vont se retirer en arrière, laissant en avant d'elles une gouttière, la gouttière nasale continuée plus en avant par le canal nasal; les deux gouttières nasales sont ouvertes en bas directement dans le stomodeum; elles sont séparées l'une de l'autre par la cloison nasale.

Plus tard, on assistera à la formation du palais secondaire à partir de quatre ébauches latérales, deux droites et deux gauches. Les deux ébauches antérieures donneront naissance aux lames palatines du maxillaire supérieur. les deux ébauches postérieures donneront les lames palatines de l'os palatin. Toutes ces ébauches se fusionnant sur la ligne médiane

isoleront la gouttière olfactive du stomodeum; en même temps l'abaissement de la cloison jusqu'à ce palais secondaire séparera les deux gouttières l'une de l'autre et isolera ainsi les deux cavités nasales; s'ouvriront en arrière dans le pharynx par les choanes.

Nous avons pu voir que l'organe de Jacobson chez l'embryon présente un grand développement et occupe une étendue relativement beaucoup plus grande que chez l'adulte; c'est ainsi que son extrémité postérieure dépasse de beaucoup chez un embryon de Lapin de 16 mm. (14ème jour), la zone qu'elle occupe normalement (fig. 4); on peut voir en effet le diverticule vomero nasal s'étendre en arrière dans une région des fosses nasales surmontée par les vésicules olfactives.

Plus tard, l'allongement considérable des fosses nasales, reportera l'organe de Jacobson plus en avant, tandis que l'épithélium olfactif occupera une étendue beaucoup plus restreinte. Il faut remarquer également que l'organe de Jacobson se développe relativement tôt; il est déjà entièrement développé avec le dimorphisme structural des deux parois constitué, alors que les fosses nasales ne sont encore qu'ébauchées, communiquant largement, sauf dans leur région toute antérieure, avec la cavité buccale.

Entre les os intermaxillaires répondant au palais primaire et les os maxillaires supérieurs contribuant à la constitution du palais secondaire, se formera la suture incisive; il persistera un canal, ouvert toujours chez les Rongeurs: canal incisif ou canal de Stenson, ou canal naso-palatin faisant communiquer chaque fosse nasale avec la cavité buccale.

Il faut ajouter que chez les Rongeurs, en arrière du cornet naso-turbinal, la cavité nasale s'agrandit, formant une sorte de diverticule limitée en arrière par la lame criblée, et cloisonnée en partie par les cornets ethmoïdaux; ces derniers insérés sur la voûte et la paroi externe se développent en réalité à partir de la paroi interne (Peter); mais la partie supérieure de celle-ci se coude et se confond secondairement avec la paroi externe des fosses nasales.

— L'épithélium olfactif répondant à la placode va se localiser dans la paroi postérieure des fosses nasales, l'épithé-

lium de la région antérieure prenant le type respiratoire (Laguesse).

Les formations glandulaires très nombreuses chez les Rongeurs apparaîtront plus ou moins précocément :

La glande nasale latérale de Stenon, avant la formation du crâne cartilagineux (Kangro et Schwink).

La glande septale, chez l'embryon de Souris de 8 mm. de 68 mm. pour le Lapin (Schwink).

2. — Les premiers stades du developpement et histogenese de l'epithelium olfactif

L'origine de la placode olfactive a été diversement interprétée; deux théories actuellement s'opposent à ce sujet. Pour la première, la placode se développe à partir de l'ectoblaste induit par la paroi prosencéphalique.

D'après la seconde, la placode olfactive n'est qu'une partie du cerveau, secondairement extériorisée au niveau du neuropore antérieur. C'est à cette deuxième théorie que nous nous rallions.

Nous montrerons qu'elle nous semble justifiée non seulement par l'étude topographique de la placode olfactive, mais aussi par l'étude de l'histogenèse et de la structure définitive de l'épithélium olfactif qu'il semble préférable d'appeler ainsi neuro-éphitélium olfactif.

Théorie de l'origine épiblastique

La placode olfactive prend naissance à partir de l'épiblaste comme les placodes cristalliniennes et auditives; elle est sans rapport avec le neuropore antérieur et par là avec le cerveau.

Pour Disse (1901), les neuroblastes olfactifs sont d'origine purement ectodermique.

Certains auteurs ayant remarqué les rapports entre l'épithélium olfactif et le neuropore antérieur, Rossi (1911), Peters (1911), vont immédiatement s'opposer à la possibilité d'une origine nerveuse de la placode olfactive.

Peters remarque cependant que l'organe olfactif se forme dans la proximité de la zone de contact entre le cerveau et l'ectoderme, le plus souvent des deux côtés du neuropore, et qu'ainsi sa position définitive ne correspond pas à sa position initiale.

Après les travaux de Spemann on a été amené ensuite à comparer les placodes olfactives aux placodes cristallinienes et auditives, les placodes olfactives étant induites par les lobes olfactifs du prosencéphale. Cependant dans ce dernier cas l'existence de ces phénomènes d'induction est encore entachée d'incertitude et Dalcq lui-même considère que l'origine de la placode olfactive sous l'influence de phénomènes d'induction, bien que très probable, reste à démontrer expérimentalement.

Il faut d'ailleurs bien remarquer qu'il est difficile de comparer les trois sortes de placodes; seule la placode olfactive donnera naissance à de véritables neurones; la placode cristallinienne ne contiendra aucun élément nerveux et la placode auditive ne donnera naissance qu'à des éléments sensoriels et à des éléments épithéliaux accessoires : or, ce n'est que pour ces deux derniers que des phénomènes d'induction ont été mis nettement en évidence.

Théorie de l'origine nerveuse du neuro épithélium olfactif.

En 1886 Van Wijhle, chez des Vertébrés inférieurs, note les rapports entre organe olfactif et neuropore antérieur.

Lubosch (1901), chez l'Ammocète, affirme que l'organe olfactif se forme à partir d'un épaississement de l'ectoderme qui se trouve dans la région où existait le dernier rapport entre cerveau et ectoderme; bien qu'il pense que l'on pourrait considérer l'épaississement épithélial neuroporal comme l'ébauche de la placode olfactive, il ne veut cependant reconnaître entre le neuropore et les placodes olfactives aucune relation génétique, « leurs seules connexions sont d'ordre topographique, et la placode est double en principe, puisqu'elle est innervée par deux nerfs qui se forment indépendamment l'un de l'autre ».

Gawrilenko (1910) note que la placode olfactive est

fondue dans sa partie anteroventrale avec le cerveau et l'ectoderme et qu'elle se sépare secondairement du cerveau par du mesenchyme qui s'insinue entre eux.

Fahrenholz (1925) trouve qu'il y a, chez le Crapaud accoucheur, une simultanéité de développement entre les bords de la plaque médullaire et un épaississement épithélial apparu au niveau du neuropore antérieur à partir duquel se formera la placode olfactive.

Sternberg (1927), sur des embryons humains a pu noter que les cellules des placodes olfactives, prismatiques hautes, à longs noyaux, se retrouvaient dans le cerveau.

Il faut savoir enfin qu'en se basant sur des arguments d'embryologie comparée kupffer (1890-1891), admit un des premiers l'origine neuroporale de l'organe olfactif qui primitivement est unique et médian comme le neuropore antérieur. Chez les Cyclostomes ainsi il n'y a qu'une seule ébauche médiane, impaire : l'amphirinie d'animaux plus évolués, comme celle des Gnathostomes, ne serait qu'une modification secondaire. Remarquons d'ailleurs que cet argument est actuellement infirmé par les données paléonthologiques établissant que l'amphirinie représente certainement le dispositif initial.

Groth (1938), étudie avec soin les premiers stades du développement de l'organe olfactif chez des embryons de Lapin, et précise les rapporst entre placode et neuropore, la structure de cette placode, l'histogenèse des fibres olfactives. Il constate que la placode apparaît au 10ème jour $\frac{1}{2}$. Mais auparavant, au 9ème jour, tandis que le neuropore antérieur est toujours ouvert, il note que ce dernier est entouré par un épaississement ectodermique dont l'importance diminue de dedans en dehors. Dès ce stade il existe une sorte d'encoche entre les cellules bordant le neuropore et les cellules cérébrales. Les cellules de cet épaississement ont un protoplasme foncé ou clair, parfois granuleux; elles ont leur pôle apical dirigé vers le neuropore, ce qui peut être considéré comme un signe d'émigration à partir de celui-ci.

Groth remarque nettement, Lams le confirmera d'ailleurs chez le Cobaye et nous le remarquerons également chez la Souris, que l'épithélium placodique ressemble à celui du

cerveau en ce sens que les mitoses dans les deux cas se voient principalement au niveau de l'assise superficielle.

Pour Groth l'épaississement qui constitue le bord même du neuropore, se déplace latéralement et donne la placode olfactive; celle-ci se détacherait en quelque sorte du cerveau. On comprend ainsi que la placode puisse contenir de véritables neurones, au même titre que la paroi cérébrale; quand aux autres cellules, elles sont de nature gliale; Groth démontrera d'ailleurs, nous y reviendrons plus tard, que des cellules émigrées du neuro épithélium olfactif vont constituer en partie les cellules schwaniennes des fibres olfactives.

Pour Lams (1947), la placode olfactive n'apparaît pas sous un phénomène d'induction; elle est formée par des groupes épars de cellules qu'il considère comme un « reliquat de cellules neurectodermiques ayant conservé leur potentialité cérébrale, neurogène et gliogène ».

RECHERCHES PERSONNELLES

Nous avons essayé de confirmer l'origine neurectodermique de la placode olfactive par l'étude des premiers stades du développement de l'appareil olfactif chez le Lapin et l'histogenèse du neuro-épithélium olfactif chez la Souris.

1° *Premiers stades du développement embryonnaire de l'organe olfactif chez le Lapin.*

— Chez un embryon, à la 209ème heure après la fécondation (fig. 3), on peut voir au niveau de l'extrémité céphalique de l'embryon le neuropore antérieur prosencéphalique encore ouvert; la zone de jonction entre neuro-épithélium et ectoblaste est formée par un épithélium épais comme la paroi cérébrale, beaucoup plus épais donc que l'ectoblaste voisin; l'épaississement dessine plus exactement un croissant à concavité supérieure, centré sur le neuropore; on peut lui décrire schématiquement deux lèvres latérales et une lèvre ventrale, impaire médiane.

Cet épaississement épithélial qui borde le neuropore est en continuité directe avec le cerveau et en possède la struc-

ture; il va être par ses deux lèvres dorsales à l'origine des placodes olfactives.

Il comprend des cellules à noyaux ronds, des cellules ovoïdes et quelques cellules chargées de granulations chromatophiles (Groth).

— A la 216ème heure (fig. 3), les deux ébauches olfactives latérales se sont étendues de dedans en dehors; leur bord externe surplombe le mince épithélium épiblastique; en dedans, malgré la fermeture du neuropore antérieur, réalisée vers la 211ème heure, elles demeurent encore en continuité avec le neuro épithélium.

— C'est seulement à la 234ème heure (fig. 3), que les ébauches olfactives latérales vont prendre l'aspect de deux épaississements épiblastiques sans connexion avec la région neuroporale; ce stade, considéré par de nombreux auteurs, comme la phase initiale du développement créé par induction d'origine prosencéphalique n'est, on le voit, qu'un degré au cours d'un mouvement cellulaire ébauché depuis longtemps.

L'épithélium placodique se différencie alors nettement de l'ectoblaste environnant et présente déjà une structure bien particulière, témoignant de son origine neurectodermique. On distingue :

— Une assise superficielle représentée par quelques rares éléments laminés correspondant à l'épitrichium s'exfoliant ultérieurement.

— Trois à quatre couches de cellules disposées irrégulièrement les unes à côté des autres, de formes variables; les cellules les plus volumineuses à noyau ovoïde se disposant vers la périphérie, les cellules les plus petites, cubiques, à noyau sphérique, formant la couche inférieure.

— Une limitante interne contre laquelle viennent buter de nombreux capillaires sanguins creusés dans le mésenchyme sous-jacent; cette limitante se confond en dedans avec la limitante externe du prosencéphale.

Nous n'avons pas vu, du moins chez le Lapin, que la placode fut constituée non de façon homogène mais par de petits groupes cellulaires isolés les uns des autres comme l'a soutenu Lams récemment (1947).

Du côté interne, les deux placodes sont séparés l'une de l'autre par une bande d'ectoderme qui s'agrandira de plus

Fig. 3. — **Premiers stades du développement de l'aire olfactive** (coupes frontales d'embryon de Lapin).

En haut à gauche (211e heure) : Epaississement de l'épithélium qui revêt les lèvres latérales du neuropore antérieur perméable à ce stade.
En haut à droite (216e heure) : Extension latérale des deux ébauches olfactives, demeurant en continuité avec la région neuroporale.
En bas à gauche (234e heure) : Coupe légèrement oblique : extension de l'aire olfactive abandonnant sa continuité avec la paroi prosencéphalique.
En bas à droite (245e heure) : Discontinuité très nette entre le prosencéphale et le neuro épithélium olfactif, épaissi et en situation latérale.

en plus. La limite entre ce dernier et la placode, bien nette du côté interne, est imprécise du côté externe où l'on peut voir que l'épaississement neuro-ectodermique ne s'atténue que très progressivement.

— Sur une coupe également frontale (fig. 3), mais à un stade légèrement plus avancé, on peut voir que le développement rapide de la vésicule prosencéphalique en haut,

Fig. 4. — **Premiers stades du développement de l'aire olfactive du Lapin.**
En haut à gauche (9e jour) : Coupe sagittale montrant l'épaississement placodique dans le fond du cul de sac céphalique de l'amnios.
En haut et à droite (13e jour) : Coupe sagittale montrant le creusement du sillon olfactif au niveau de l'épaississement placodique.
En bas à gauche (14e jour) : L'organe de Jacobson s'étend très en arrière, dans une région surmontée par les lobes olfactifs.
En bas à droite (15e jour) : Ouverture de l'organe de Jacobson au point déclive des fosses nasales (situation différente de celle de l'adulte).

en avant et en dehors, a eu pour résultat d'entraîner l'ébauche olfactive vers sa situation définitive, à la face inférieure du bourgeon frontal.

Ayant ainsi pu suivre sur des coupes frontales le développement et l'extension de la placode olfactive, nous avons voulu nous assurer que son évolution ultérieure confirmait bien la nature olfactive de l'épaississement ectodermique précédemment observé.

— Sur une coupe parasagittale d'un embryon de Lapin de 9 jours (fig. 4), l'ébauche olfactive se trouve sur la face dorsale de l'extrémité du cul de sac céphalique de l'amnios: elle se distingue nettement de l'ectoderme céphalique, appliqué contre le prosencéphale, d'épaisseur beaucoup plus faible; la placode olfactive s'est donc déplacée latéralement (mouvement observé déjà sur des coupes frontales) mais aussi d'avant en arrière.

Sur un embryon de 13 jours (fig. 4), on retrouve toujours l'ébauche olfactive, sous la forme d'un épaississement caractéristique, bien distinct des régions voisines; on observe en outre le creusement dans cet épithélium du sillon olfactif situé au niveau de la partie inférieure du bourgeon frontal. Ce sillon par la suite s'approfondira de plus en plus et se transformera en un diverticule par l'accolement des bourgeons maxillaires supérieurs et nasaux.

2. — *Histogenèse du neuro épithélium olfactif.*

Cette étude montre un parallélisme étroit entre le développement de l'épithélium olfactif et celui d'un segment quelconque du tube neural.

L'épithélium olfactif en voie de formation chez l'embryon de Souris de 13 jours, nous montre l'existence de deux variétés de noyaux (fig. 5).

1. En surface : noyaux très allongés, à chromatine formée de petits grains, colorés en rouge vif par la méthode de Dominici. Ces noyaux appartiennent à des cellules très allongées également dont le pôle apical limite la lumière des fosses nasales et dont le pôle basal s'étend jusqu'à la limite profonde du neuro épithélium. Leur situation et leur forme per-

mettront de rapprocher ces éléments cellulaires des épendymocytes névraxiaux.

2. En profondeur : On observe cinq à huit couches de noyaux ronds au niveau desquels la méthode d'Heidenheim décèle l'existence de très gros nucléoles très fortement colorés en noir.

Par la méthode de Nissl on peut observer leur soma nucléifère, peu volumineux, effilé à ses deux extrémités; la mise en évidence par la méthode de Bodian des prolongements centraux et périphériques affirme leur nature neuroblastique. Ces neuroblastes olfactifs s'étendent jusqu'à la vitrée; nous insistons ainsi sur le fait que l'on ne voit pas à ce stade d'assise basale (fig. 5).

— L'épithélium olfactif apparaît ainsi constitué par deux variétés de cellules; elles sont apparues très tôt, car dès les premiers stades on pouvait déjà reconnaître en surface dans la placode olfactive des cellules prismatiques bien différentes des cellules profondes, d'allure plus ou moins cuboïde.

— A ces deux catégories de cellules correspondent deux zones d'activité cinétique.

— 1. Une zone superficielle, bien visible, au niveau des noyaux des futures cellules de soutien : les mitoses sont très fréquentes et les gros noyaux prophasiques donnent à cette zone un aspect bien particulier, identique d'ailleurs à celui que l'on peut observer au niveau d'un segment quelconque du tube neural. Ces mitoses semblent plus nombreuses en certains points.

2. Une zone profonde; située au niveau des neurones olfactifs, quelquefois au niveau de la couche la plus profonde appliquée contre la vitrée, mais le plus souvent, à des niveaux très sensiblement supérieurs. Ces mitoses se développent à partir de cellules encore indifférenciées n'ayant pas développé leurs prolongements centraux et périphériques. Il y a donc une véritable neurogenèse; celle-ci se fait non à partir de l'assise superficielle mais à partir des couches profondes, le neuro-épithélium olfactif augmentant ainsi progressivement d'épaisseur.

Nous insistons sur le fait que les mitoses ne se voient

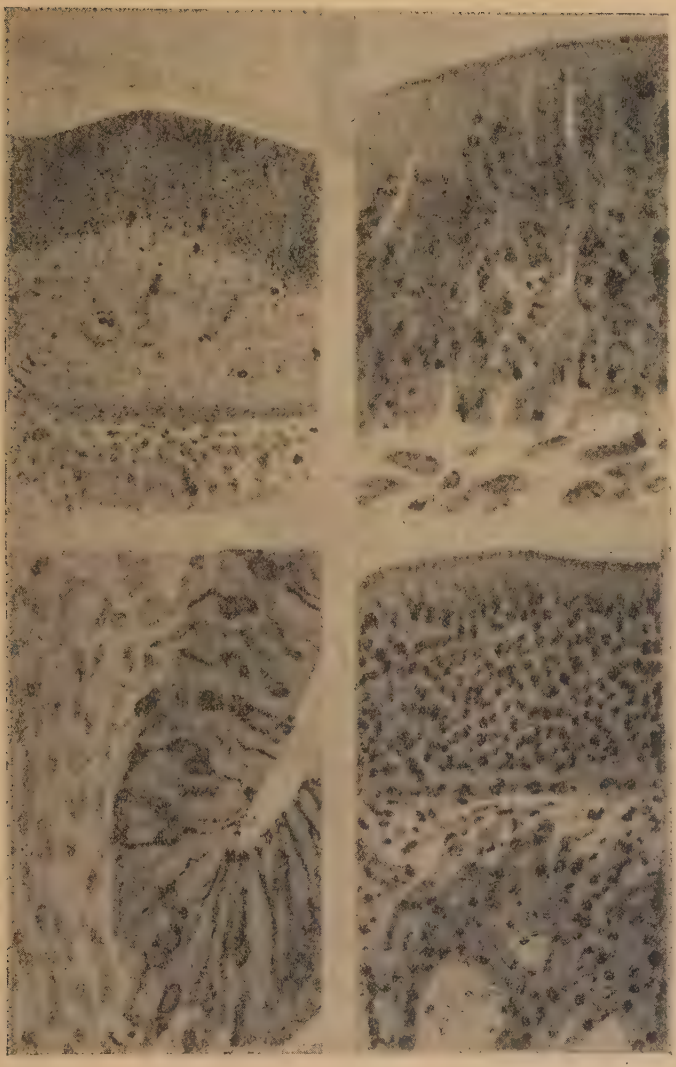

Fig. 5. — **Histogenèse du neuroépithélium olfactif.**

En haut à gauche : Embryon de Souris (13e jour). Méthode de Heidenhain. Noyaux prophasiques superficiels et cellules germinatives profondes; capillaires intraépithéliaux (en noir).

En haut à droite : Embryon de Souris (13e jour). Méthode de Dominici. Cellules superficielles cylindriques et neuroblastes olfactifs s'étendant jusqu'au chorion ; absence d'assise basale.

En bas à gauche : Embryon de Souris (13e jour). Méthode de Dominici. Cellules superficielles cylindriques et neuroblastes olfactifs s'étendant jusqu'au chorion; absence d'assise basale.

En bas à gauche : Embryon de Souris (13e jour). Méthode de Bodian. Cellules sensorielles avec leurs prolongements phériphériques et centraux; vésicules olfactives; absence de glandes de Bowman dans le chorion.

pas seulement au niveau de l'assise périphérique basale, mais également en pleine couche neuronique. Elles assurent donc bien la multiplication des neurones olfactifs. Cependant, des mitoses observées dans la profondeur du neuro épithélium, donnent également naissance à des cellules qui émigrent dans le chorion et continuent à s'y diviser; V. CAMPENHOUT, GROTH ont observé que ces cellules vont se disposer le long des fibres nerveuses et se transformeront progressivement en éléments schwanniens: nous reviendrons plus loin sur ce dernier point.

Il y a donc très tôt dans le développement deux sortes de cellules : cellules cylindriques superficielles et cellules plus ou moins sphériques à noyaux ronds, profondes, véritables cellules germinatives indifférenciées. Cette distinction apparaît dès la formation de la placode olfactive, alors que le neuropore n'est pas encore complètement fermé.

Dans les premiers stades on voit ces deux sortes de cellules se diviser chacune pour son propre compte et jamais nous n'avons pu observer de formes intermédiaires pouvant faire penser à une origine des neuroblastes olfactifs à partir des cellules épithéliales superficielles.

A ce stade, et d'ailleurs pendant une longue période de la vie embryonnaire, il n'existe aucune ébauche pouvant correspondre à des glandes de Bowman.

Remarquons bien que la couche basale n'apparaît pas précocément; elle est indistincte chez la Souris dans la première phase du développement, avant la poussée des glandes de Bowman.

Ce n'est que secondairement (24ème jour du développement embryonnaire, chez le Lapin, d'après Groth) que des bourgeons épithéliaux vont pénétrer dans le chorion et donner naissance aux glandes de Bowman; le ganglion olfactif aura, à ce stade, complètement disparu : en même temps on assistera à l'individualisation de l'assise basale.

A la naissance, la muqueuse olfactive se présentera enfin avec sa structure définitive (fig. 5).

— Telles sont les notions sur lesquelles nous avons cru devoir insister. Nous ajouterons enfin quelques mots sur

deux points d'histogenèse particulièrement bien étudiés par de nombreux auteurs chez les Rongeurs :

— La vascularisation du neuro épithélium embryonnaire.

— L'histogenèse des fibres olfactives proprement dites.

Vascularisation de l'épithélium olfactif embryonnaire.

Chez les Rongeurs, au cours du développement embryonnaire, il existe une importante vascularisation du neuro épithélium olfactif; Lams, qui a repris cette étude en 1940, a pu montrer que chez le Cobaye notamment « on voit régulièrement des capillaires serpenter entre les cellules du neuro épithélium jusque sous la zone nucléaire des cellules épendytiques »; il s'agit bien de capillaires vrais et non de simples invaginations conjonctives; leur trajet est parallèle à la surface du neuro épithélium et il ne dépasse jamais le niveau des noyaux des cellules épithéliales de soutien; la plupart du temps, sauf chez le Cobaye pour Lams, ces capillaires disparaissent à la naissance : nous reviendrons plus loin sur la persistance de cette vascularité chez l'adulte. De toutes façons la présence de capillaires intra-épithéliaux est un nouveau caractère commun entre parois nevraxiales et neuro-épithélium olfactif.

Développement des fibres nerveuses olfactives.

1. Rappelons brièvement que de nombreux auteurs avaient décrit autrefois l'origine cérébrale des nerfs olfactifs et notamment: Balfan, Marchal, Beard, Kolliker, Julia Platt.

2. Une opinion moins arrêtée avait été fournie par Chiarugi en 1891-1894, que nous citons car ses travaux avaient porté sur les Rongeurs et plus spécialement sur le Lapin et le Cobaye. Pour lui, le nerf olfactif se détache du cerveau d'abord mais il reconnaît l'existence, dès son apparition, de ses relations aussi bien avec le cerveau qu'avec la placode olfactive.

3. L'origine périphérique fut affirmée pour la première fois par His en 1889 et confirmée depuis par de nombreux auteurs.

His, étudiant l'embryon humain de quatre semaines, s'aperçoit que la placode olfactive se comporte comme la plaque médullaire : ses cellules, véritables neuroblastes, vont en partie émigrer en profondeur et former le ganglion olfactif qui n'atteindra le cerveau que secondairement.

Disse (1897-1901), confirme ces travaux chez le poulet; il ne parle cependant pas de ganglion olfactif. Pour lui, il y a bien migration de cellules, mais formation simplement de cordons cellulaires secondairement fibrillaires; il voit aussi que des cellules neurogliales viennent s'accoler à ces fibres et que des cellules nerveuses les accompagnent, des prolongements libres remontant vers l'épithélium. Ces faits devaient être confirmés par Tello en 1923.

Van Campenhout (1935) reprit ces recherches, mais sur des embryons de porc, employant la technique de Rogers; il a pu constater de façon excessivement précise que les fibres nerveuses se forment à partir des cellules de la placode, s'enfonçant progressivement dans le mésenchyme; il remarque que ces prolongements fibrillaires ne sont précédés par aucune migration cellulaire : la croissance vers le télencéphale ne se fait donc pas le long d'une traînée cellulaire préexistante. Pour le même auteur, des cellules épithéliales, émigrées, se déplacent le long de ces fibres, se groupent d'abord en de petits amas, puis se séparent et se transforment progressivement en éléments schwanniens pour les fibres olfactives.

Groth enfin (1938) a repris les idées de His au cours d'une étude portant sur le développement de l'organe olfactif du Lapin. Pour cet auteur, la formation du nerf olfactif, est précédée par une ébauche cordonale protoplasmique fibrillaire représentant le ganglion olfactif de His.

Au 12ème jour du développement, Groth observe la migration de cellules épithéliales dans le chorion; ces cellules s'accolent les unes aux autres, forment un long cordon protoplasmique qui pénétrera dans les vésicules cérébrales au 13ème jour; il voit que ces cellules, dont les caractères nucléaires sont identiques à ceux des cellules rondes du neuro

épithélium olfactif, émettent des prolongements fibrillaires dont la portion périphérique remonte vers le neuro épithélium olfactif. Ces cellules sont ainsi de véritables neurones bipolaires. Au sein de ce cordon, l'auteur met en évidence également des cellules granuleuses; pour Groth, ces cellules peuvent d'ailleurs émettre elles-mêmes des prolongements. Plus tard, vers le 13ème-14ème jour, les cellules olfactives proprement dites vont envoyer des prolongements axoniques dans ces cordons; les cellules granuleuses ou plus exactement les granulations cytoplasmiques disparaissent alors; le sort des cellules bipolaires situées le long du cordon cytoplasmique est difficile à préciser; Groth pense que ces cellules subissent une nouvelle différenciation fonctionnelle et se transforment en éléments de la névroglie périphérique. Par ce dernier point, l'auteur rejoint les conclusions de Van Campenhout; il s'en sépare par ailleurs lorsqu'il admet que l'apparition des fibres olfactives est précédée par la formation d'un cordon protoplasmique fibrillaire. Il faut remarquer toutefois que leurs observations n'ont porté que sur des espèces très éloignées l'une de l'autre.

On doit retenir que de toutes façons, ce sont uniquement les neuroblastes du neuro épithélium qui constituent le nerf olfactif de l'adulte; c'est également le neuro épithélium olfactif qui fournit dans un premier temps les éléments schwanniens de ce nerf et, dans un deuxième temps, classiquement, les glandes de Bowman.

— Nous ajouterons encore quelques mots sur le développement du nerf terminal bien étudié chez les Rongeurs par Stewart (1920), chez le Rat blanc et Bianchi (1931) chez le Cobaye. Pour Stewart le nerf terminal est d'origine périphérique placodique; les cellules ganglionnaires du nerf terminal proviennent de cellules neuro-épithéliales émigrées.

Bianchi a pu observer d'une part la formation d'un ganglion olfactif à partir du neuro-épithélium olfactif et d'autre part l'apparition à partir de ce ganglion de cellules qui se groupent et se dirigent en arrière vers la face inférieure du prosencéphale : pour l'auteur, ces cellules représentent la première ébauche du nerf terminal.

Ainsi le ganglion olfactif ne sert pas uniquement de gui-

de, de vecteur pour les fibres olfactives; il fournit la gaine névroglique périphérique de ces fibres (Groth) ; mais également il fournit les premiers éléments du nerf terminal qui ne se différencieraient que secondairement des formations purement olfactives.

Ces observations faites sur les Rongeurs ne peuvent pas être généralisées : en effet, il semble que bien souvent le nerf terminal provienne de la partie toute antérieure de la crête ganglionnaire, portion qui se trouve dans la région du neuropore antérieur, tout près de la placode olfactive; il se peut d'ailleurs (Lazorthes) que des cellules placodiales participent accessoirement à sa constitution.

CONCLUSION GENERALE

Etudiant le développement embryonnaire des fosses nasales chez les Rongeurs et plus particulièrement celui du neuro épithélium olfactif, nous avons essayé de préciser un certain nombre de points.

1. Les rapports entre le prosencéphale et la placode olfactive nous semblent indiscutables. Nous avons pu suivre le développement du rebord du neuropore antérieur, son extension sur les faces latérales du bourgeon frontal, sa mise en place au niveau du sillon olfactif. Partie des parois cérébrales on conçoit que cette placode puisse contenir de véritables neurones; ses autres éléments constitutifs auront dès lors la valeur d'éléments névrogliques et tout particulièrement les cellules épithéliales cylindriques. Cette origine prosencéphalique de l'organe olfactif ne s'affirmera pas d'ailleurs seulement sur des arguments embryologiques : la structure définitive chez l'adulte et la possibilité de développement de neuro épithéliomas (Da Costa) à ses dépens le démontreront également.

2. Etudiant le développement de l'organe de Jacobson nous avons pu voir que celui-ci occupait une très grande étendue chez l'embryon et que son ouverture se faisait exactement au point déclive des fosses nasales.

3. L'étude de l'histogenèse du neuro épithélium olfactif

nous a montré qu'il existe nettement depuis les premiers stades du développement un dualisme cellulaire indiscutable. Nous avons essayé de montrer également l'absence d'assise basale au début du développement concordant avec celle des glandes de Bowman. L'assise basale et ces dernières n'apparaîtront que tardivement. A la naissance toutefois la muqueuse olfactive se présentera avec sa structure définitive.

CHAPITRE III

Histologie générale

I

MUQUEUSE DE TYPE RESPIRATOIRE

C'est la muqueuse de Schneider; elle est constituée par un épithélium cylindrique stratifié reposant sur un chorion œdémateux contenant des vaisseaux et des glandes.

1° EPITHELIUM :

Il est cylindrique stratifié cilié; ses limites superficielles et profondes sont le plus souvent rectilignes. Il présente une assise basale cubique continue, régulière et une assise superficielle cylindrique ciliée dont les noyaux, ovoïdes, sont situés à des niveaux différents : le cytoplasme est granuleux et présente une légère différenciation muqueuse. Les cellules muqueuses caliciformes intercalées entre les cellules de l'assise superficielle sont nombreuses; leur répartition est variable.

Cet épithélium repose sur une membrane basale excessivement fine; on ne peut d'ailleurs guère parler de membrane basale vraie; il s'agit d'un tassement, d'importance variable, de fibres collagènes appartenant au chorion; cette disposition est bien différente de celle que l'on peut observer chez l'hom-

me où la membrane basale apparaît très épaisse et de structure absolument anhyste.

2° CHORION :

Il est formé de tissu conjonctif lâche, au sein duquel on peut observer à côté d'éléments fibroblastiques, d'assez nombreux polynucléaires, souvent éosinophiles et des histiocytes.

Les éléments lymphoïdes n'apparaissent nombreux qu'au cours des atteintes pathologiques de la muqueuse.

Les formations vasculaires seront variables suivant la région considérée; disons qu'elles seront toujours nombreuses mais ne réaliseront pas, sauf en certains points particuliers, de dispositifs fonctionnels vrais.

Les lymphatiques, forment un réseau sous épithélial, que l'on peut mettre en évidence, assez difficilement d'ailleurs, par l'installation de 1 à 2 cc d'encre de Chine dans chaque narine. Ils aboutissent au tronc lymphatique cervical après n'avoir subi qu'un seul relai ganglionnaire (Yoffrey).

Il existe en outre d'importantes formations glandulaires tout au long de la muqueuse respiratoire; elles sont toutes de structure acineuse et de nature essentiellement séreuse; leur structure rappelle celle des glandes salivaires.

Les terminaisons nerveuses sont nombreuses; elles appartiennent soit au système neuro végétatif, soit au système cérébro spinal (trijumeau).

1) *Terminaisons sympathiques.*

Les formations sympathiques particulièrement denses au niveau de la cloison nasale, bien développées d'ailleurs dans l'ensemble de la muqueuse respiratoire ont été étudiées essentiellement par les physiologistes et notamment chez le chat et le chien. Elles se distribuent aux vaisseaux et aux glandes.

— Disons rapidement que le sympathique nasal vasomoteur provient du sympathique cervical; « les formations vasomotrices constrictives pénètrent dans la chaîne sympathique par les rameaux communiquants des quatre (parfois cinq) premiers segments thoraciques et par le nerf vertébral. Ils gagnent de là le sympathique cervical par l'intermédiaire

des branches antérieure et postérieure de l'anse de Vieussens ». (E. Huyghbaert)

— L'innervation des glandes est sensiblement identique: les fibres sympathiques empruntant également les cinq premières racines dorsales (Chavanne) et gagnent la muqueuse nasale par des trajets péri-vasculaires le long de la sphénopalatine et de ses branches, de la nasale postérieure, de la sous-orbitaire, de la pterygopalatine et de l'artère de la sous-cloison, branche de la faciale. Quelques fibres sympathiques viennent également du plexus péricarotidien.

Les fibres parasympathiques destinées également aux glandes proviennent du ganglion sphénopalatin et gagnent la cloison nasale par les vaisseaux ou en se joignant aux fibres du sphéno palatin interne : elles persistent après section des fibres sympathiques (travaux de Silchrist, chez le chat).

2) *Terminaisons trijéminales.*

Elles sont nombreuses au niveau de la muqueuse respiratoire: on les retrouvera également au niveau de la muqueuse olfactive où elles ont d'ailleurs été beaucoup plus étudiées.

D'une manière générale ces fibres viennent se terminer au contact même des cellules épithéliales; elles assurent la sensibilité de la muqueuse pituitaire. Elles proviennent du nasal interne, passent par le trou ethmoïdal antérieur, arrivent à la voûte nasale et forment alors deux faisceaux :

un faisceau interne : pour la partie antérieure de la cloison;

un faisceau externe : qui innerve notamment la muqueuse de la tête des cornets maxillo-turbinal et naso-turbinal.

Le sphénopalatin (branche du maxillaire supérieur) émet également de nombreux filets destinés à l'innervation non seulement de la muqueuse respiratoire mais aussi sensorielle :

— nerf naso supérieur ou sphéno palatin externe innervant les cornets ethmoïdaux et naso-turbinal:

— nerf naso-palatin ou sphéno-palatin interne pour la cloison:

— nerf palatin : seule la branche antérieure innerve la muqueuse nasale, au niveau du cornet inférieur.

Le nerf dentaire antérieur enfin fournit quelques rameaux à la muqueuse pituitaire.

— Telle est schématiquement la structure de la muqueuse au niveau de la portion respiratoire des fosses nasales; il ne faut pas cependant croire que la muqueuse conserve cette structure sur toute l'étendue de cette région; nous verrons que sur les cornets maxillo-turbinaux et naso-turbinaux il existe des zones importantes de muqueuse revêtues non plus par un épithélium cylindrique cilié, mais par un épithélium de structure malpighienne; le chorion cependant conserve toujours ses mêmes caractères. Nous verrons également qu'en pleine zone respiratoire, on peut voir au niveau de la cloison un épithélium de type sensoriel.

II

MUQUEUSE OLFACTIVE

I. — NEURO-EPITHELIUM OLFACTIF

Historique

L'histoire de la découverte de la structure du neuro-épithélium en général est complexe et remplie de nombreuses controverses, mais seules méritent d'être retenues les observations qui se virent confirmées par la suite.

Après les premières observations relatant l'existence de l'épithélium olfactif :

1. Tood et Bowman découvrent ses formations glandulaires et ses relations avec les fibres du nerf olfactif.

2. Eckhardt en 1855 observe l'existence de deux sortes de cellules : cellules fusiformes et cellules prismatiques, abordées croit-il toutes les deux par les terminaisons du nerf olfactif.

3. Max Schulze (1856-1862) arrive à préciser la nature nerveuse, sensorielle des cellules fusiformes; il reconnaît l'existence des prolongements, le prolongement central étant en relation avec les fibres du nerf olfactif; il attribue aux cellules prismatiques un simple rôle de soutien.

4. Sidky en 1877 découvre les cellules basales.

5. Arnstein en 1887 avec la méthode d'Ehrlich au bleu de méthylène et surtout R. Y. Cajal en 1889 avec la métho-

de à l'argent de Golgi démontrent de manière absolue que les cellules bipolaires du neuro-épithélium olfactif sont des cellules sensorielles dont les prolongements centraux, véritables cylindraxes, constituent les fibres du nerf olfactif. Les études de Cajal ont porté sur les Mammifères et principalement sur les Rongeurs nouveaux-nés et furent confirmées par de nombreux auteurs et notamment Van Gehuchten (1890) sur le Lapin. Ces travaux avaient reconnu la structure fondamentale de l'épithélium olfactif; par la suite de nombreux auteurs devaient compléter ces descriptions.

7. Ranvier (1889) avait déjà de façon exacte décrit les cellules de soutien et les cellules basales.

8. Furono décrit de façon précise les deux sortes de prolongements des cellules sensorielles.

9. Kolmer, Locatelli (1929) observent la pénétration des neurofibrilles des fibres olfactives dans les cellules sensorielles.

10. Van der Stricht (1909) donne le nom de vésicules olfactives au renflement terminal des prolongements périphériques.

A côté de ces recherches portant sur les éléments fondamentaux du neuro-épithélium olfactif, certains auteurs s'intéressaient à d'autres problèmes et notamment à l'existence de terminaisons libres, à la présence d'une membrane basale, à la structure de la couche limitante interne, à la possibilité de capillaires intra-épithéliaux; enfin de très nombreuses recherches s'attachaient à son étude physiologique; nous parlerons de ces différents travaux au cours de notre étude.

Structure

Nous rappelerons brièvement la structure du neuro-épithélium olfactif des Rongeurs et plus spécialement du Cobaye.

C'est un épithélium cylindrique stratifié comprenant trois types de cellules :

— cellules basales, contre la vitrée;

— cellules cylindriques, épithéliales, de soutien, s'étendant depuis les cellules basales jusqu'à la limite superficielle de l'épithélium;

— cellules olfactives, sensorielles, situées entre les cellules cylindriques de soutien.

1° *L'assise basale*

Elle est constituée par une assise de cellules sauf en certains points où elle apparaît formée de deux couches cellulaires. Ces cellules ont une forme irrégulière, étoilée, rameuse; elles s'unissent les unes aux autres pour former une couche protoplasmique continue mais percée de nombreux orifices.

Cette forme et cette disposition très spéciale de l'assise basale a bien été décrite par Ranvier sur des dissociations du neuro-épithélium olfactif du chien.

Les noyaux sont sphériques ou ovoïdes, ils possèdent une chromatine lâche avec plusieurs petits nucléoles.

Il convient de remarquer que sur coupe, cette assise n'apparaît pas avec la régularité habituelle des couches basales : en d'assez nombreux points, elle fait défaut, et les espaces libres, creusés en quelque sorte dans cette assise, sont occupés par des cellules sensorielles (appliquées par conséquent directement contre la vitrée) ainsi que par les portions basales des cellules de soutien, et les prolongements centraux des cellules sensorielles.

Cette assise repose théoriquement sur la vitrée. On a beaucoup à discuté sur son existence. Jamais, chez le Cobaye, nous n'avons vu de membrane basale typique, homogène; l'épithélium olfactif repose simplement sur un fin feutrage collagène, provenant du chorion, et contenant d'assez nombreux fibrocytes à noyaux très allongés, parallèles à la surface du neuro-épithélium olfactif.

Cette description rejoint celle de Pietrantoni qui reconnaît à la « basale » une structure fibrillaire de nature purement conjonctive.

De toutes façons, la limite entre épithélium et chorion est régulière, sans invaginations papillaires conjonctives.

— On peut voir au niveau de l'assise basale des mitoses en nombre assez élevé, bien qu'en général on n'en observe guère en moyenne qu'une ou deux sur toute l'étendue d'une même coupe : il faut noter que ces mitoses se voient non seulement au niveau de l'assise basale propre-

ment dite, mais également au niveau de l'assise située juste au-dessus d'elle. Nous discuterons de leur signification plus loin.

Remarquons toutefois que Groth ne voit de mitoses qu'au cours du développement embryonnaire, que Ranvier, Renaud, Nagahara ainsi que les auteurs classiques en général ne les signalent pas; Lams par contre signale leur existence mais ne conclut pas sur leur signification.

2° *Cellules de soutien*

Elles s'étendent depuis l'assise basale jusqu'aux limites superficielles de l'épithélium. Ce sont de grandes cellules de forme allongée et variable suivant que l'on examine la région apicale ou basale de la cellule.

1. *La région apicale :* Elle comprend environ le 1/4 ou le 1/3 supérieur de la cellule et contient le noyau; elle est de forme cylindrique et est creusée en surface par de fines cannelures contenant les prolongements distaux des cellules sensorielles.

Le noyau occupe la région inférieure de cette portion : il est ovoïde, de structure assez lâche avec plusieurs petites mottes chromatiniennes; il est situé près de la surface du neuro-épithélium, au-dessus de la couche nucléaire des cellules olfactives; en réalité, bien souvent les noyaux se disposent à des niveaux différents, et s'intercalent avec ceux des cellules sensorielles. Les caryocinèses ne sont pas exceptionnelles, l'axe du fuseau étant perpendiculaire à la surface de l'épithélium.

Le cytoplasme présente un aspect spongieux, granuleux, dû pour Schaeffer à la présence de grains mucoïdes ou à l'existence de vacuoles de mucigène pour Branca et Verne. Pour Lams, la sécrétion de ces cellules est de nature séreuse: jamais d'ailleurs nous n'avons trouvé les réactions du mucus positives à ce niveau. La nature sécrétoire de cette portion des cellules de soutien se traduit en outre par l'existence d'un chrondriome et d'un appareil de Golgi indiscutable disposé suivant une nette polarisation cytoplasmique (travaux de Slotwinski chez le Cobaye). Lams a pu montrer qu'il y avait deux zones dans cette portion apicale de la cellule :

une peu colorable juxta-nucléaire avec quelques vacuoles représentant probablement pour l'auteur une zone golgienne; l'autre située près de la surface libre de la cellule est constituée par une accumulation de grains et de filaments fortement colorables (mitochondries, chondriocontes, grains de sécrétion). C'est enfin dans cette région que se trouve le pigment qui donne à la muqueuse olfactive sa coloration caractéristique.

2. *La portion basale* de la cellule, de beaucoup la plus étendue, mais d'activité fonctionnelle certainement moindre, est de forme irrégulière, creusée de nombreuses dépressions occupées par les somas nucléifères des neurones olfactifs Examinée après dissociation dans l'alcool au tiers, durcissement à l'acide osmique, et coloration au picro-carmin, nous avons pu voir au microscope à contraste de phase, que cette portion cellulaire est très mince et apparaît plutôt comme une lame protoplasmique à contour festonné (fig 6). Vers le pôle inférieur elle s'élargit en général puis se termine soit brusquement, soit en émettant deux ou trois gros prolongements; il n'est pas rare d'observer également de fines et très longues expansions latérales nées perpendiculairement à la surface de la cellule. Cette portion sous-nucléaire contient en outre des fibrilles très tenues décrites par Kolmer et jouant le rôle de tonofibrilles. Disons enfin que Slotwinski a décrit dans cette portion cellulaire chez les Rongeurs, comme chez les Carnivores ou les Insectivores, des granulations fuschsinophiles dont il n'a pu par ailleurs préciser la signification.

— Le pôle apical des cellules de soutien est recouvert par une mince membrane : la limitante interne. Elle comprend classiquement deux couches : une couche profonde réticulée développée à partir des bandelettes obturantes bien mise en évidence par l'hématoxyline et une couche superficielle de structure assez variable, visqueuse, constituée essentiellement par les sécrétions des cellules de soutien mêlées à celles des glandes de Bowman. En certains points cette portion superficielle de la limitante interne apparaît irrégulière, formée par l'accolement de vésicules, de petites goutelettes dont certaines se détachent et tombent dan la lumière des fosses nasales.

Cette membrane limitante interne va jouer un rôle important dans l'olfaction et servira de milieu de dissolution pour les substances odorantes.

Fig. 6. — **Cellules du neuro-opithélium olfactif.**

A gauche : Embryon de Souris : méthode de Bouian. Cellules sensorielles olfactives.

A droite : Examen en contraste de phase après dissociation de la muqueuse olfactive du Lapin. Mise en évidence d'expansions filiformes dans la portion infranucléaire des cellules de soutien.

Ces cellules de soutien douées d'une activité sécrétoire certaine, présentent à la longue des signes d'épuisement : si l'on examine attentivement le neuro-épithélium d'un Cobaye

ou d'un autre Rongeur, on peut voir qu'un certain nombre de cellules épithéliales se différencient par leur taille recroquevillée, leur protoplasme fortement chromatophile et leur noyau d'allure pycnotique. Ces cellules se rapprochent de plus en plus de la surface de l'épithélium et finissent par tomber soit isolément, soit par petits groupes de deux ou trois éléments dans la lumière des fosses nasales. Il faut remarquer que ces noyaux situés très près de la limitante interne et sur lesquels notre attention a été attirée, correspondent bien à des cellules en voie de dégénérescence et non au trajet d'un canal excréteur d'une glande de Bowman; leurs noyaux en effet, restent toujours assez éloignés de la limitante interne et présentent un aspect morphologique caractéristique.

Le renouvellement des cellules épithéliales sera assuré par les mitoses que l'on observe au niveau de cette couche; nous ne pensons pas en effet que l'assise basale puisse être à l'origine du renouvellement de ces cellules: nous reviendrons plus loin sur ce dernier point.

— Signification de ces éléments cellulaires.

Il convient de noter tout d'abord que ces cellules épithéliales apparaissent d'après leurs caractères morphologiques généraux et leurs caractères cytologiques à la fois comme des éléments glandulaires et des éléments de soutien. Cette dernière fonction ne saurait les définir entièrement.

A un tout autre point de vue on peut observer d'autre part que ces cellules occupent toute l'étendue du neuro-épithélium olfactif: leur forme dans leur portion inférieure est très irrégulière, la cellule présentant de nombreux prolongements parfois sous forme d'expansions filiformes. Tous ces caractères ajoutés à la notion que nous avons développée sur l'origine du neuro-épithélium olfactif, semblent prouver que ces éléments sont de nature névroglique et nous nous rangeons à l'opinion de Lams qui en fait de véritables épendymocytes et les appelle « cellules épendytiques ». Certes, il semble plus logique de réserver ce terme pour les cellules névrogliques limitant le canal de l'épendyme; il n'en reste pas moins vrai qu'elles en ont très probablement et la même origine et la même signification.

3° *Cellules sensorielles*

Elles sont situées entre les cellules de soutien; leur corps cellulaire globuleux étant compris dans les dépressions creusées dans les portions subnucléaires des cellules cylindriques; elles se disposent suivant cinq à huit couches. Cette disposition n'est pas constante et il est fréquent de rencontrer des cellules olfactives intercalées dans la portion sus-nucléaire des cellules de soutien ou au contriare au niveau même de l'assise basale.

1. Etudiées par les techniques cytologiques et histochimiques, elles apparaissent sous l'aspect de cellules bipolaires renflées à leur partie moyenne et possédant un prolongement périphérique et un prolongement central.

La partie moyenne globuleuse renferme un noyau sphérique clair, possédant un très gros nucléole tout à fait caractéristique. Le cytoplasme contient chez les Poissons (Kolmer) un appareil de Golgi supra-nucléaire, mais nous ne nous sommes pas attachés à le rechercher chez les Rongeurs.

Les bleus basiques permettent de déceler dans le soma nucléifère ainsi que dans le prolongement périphérique de fines granulations présentes dans la plupart des cellules, et qui paraissent avoir la signification de corps de Nissl. Elles sont très importants dans la partie profonde du neuro-épithélium. A ce niveau, on a d'ailleurs décrit l'existence de cellules particulièrement volumineuses, binuclées, désignées par certains auteurs sous le nom de cellules ganglionnaires.

Le prolongement périphérique, épais, cylindrique, régulièrement calibré, supporte à son extrémité distale une vésicule claire, qui renferme à sa base une ou deux granulations que l'on décèle par l'Hématoxyline lente de Heidenhain, et qui ont probablement la valeur de corpuscules centraux; à son sommet, on peut observer de très fines granulations également sidérophiles, sur lesquelles s'implantent des cils, dont nous n'avons pas pu constater la mobilité chez les Rongeurs.

Les méthodes osmiques montrent la haute teneur en lipoïdes de ce système vésiculaire.

Le prolongement central, très grêle, est mal individualisé avec les techniques courantes.

2. Les méthodes d'imprégnation argentique mettent très nettement en évidence les prolongements de la cellule :

1° Un prolongement superficiel assez épais, irrégulier, fait de neurofibrilles irrégulièrement tassées les uns sur les autres, aboutissant à la vésicule olfactive située dans la membrane limitante interne; sur cette vésicule s'implantent quelques cils dirigés dans toutes les directions. Ce prolongement supérieur dendritique s'insère sur l'extrémité supérieure du corps cellulaire.

2° Le prolongement inférieur, central, est beaucoup plus mince, et de calibre régulier; il se dirige entre les cellules olfactives vers l'assise basale qu'il traverse; il rejoint dans le chorion d'autres fibres nerveuses et l'ensemble formera le nerf olfactif. Ces prolongements inférieurs ont la valeur d'un axone (Cajal) : ils s'insèrent soit sur l'extrémité inférieure du corps cellulaire, soit un peu latéralement.

Ajoutons enfin qu'il n'y a jamais normalement de mitoses chez l'adulte.

Après avoir rappelé très brièvement la structure générale des cellules sensorielles, il convient de rechercher s'il n'existe pas de *variations morphologiques* les différenciant les unes des autres.

— Etant situés à des niveaux différents, la taille des prolongements périphériques et centraux est essentiellement variable.

— D'après Ranvier, d'après Jagodowski, les cils sont plus ou moins nets, plus ou moins volumineux : ce caractère variable pourrait créer des types cellulaires différents.

— D'après Nagahara, il y aurait deux types de neurones olfactifs, du moins chez la Souris :

— près du bord libre de l'épithélium : cellules à petit noyau, de 4,5 μ de diamètre, riche en chromatine ;

— près de la basale : cellules à noyau ovale plus gros de 5 à 5,5 μ de diamètre, riche en chromatine.

Ces différences morphologiques correspondent-elles à des *spécialisations fonctionnelles?* Un certain nombre de théories physiologiques tendraient à l'admettre, mais ce ne

sont là que des hypothèses : pour Nagahara toutefois, on n'observerait de mitoses au cours des phénomènes de régénération du neuro-épithélium olfactif que dans les cellules du deuxième type. Ces différences sont toutefois minimes par rapport à celles que certains auteurs ont pu observer dans le neuro-épithélium olfactif des poissons.

Dogiel, ainsi, en 1887, avait décrit en dehors des cellules olfactives banales des cellules sensorielles cylindriques et coniques. Asai (1913) retrouva ce polymorphisme chez un Sélacien et Jagodowski (1901) chez le brochet.

4° *Vascularisation du neuro-épithélium*

Il s'agit là d'un problème complexe diversement interprété, bien étudié tout particulièrement chez le Cobaye.

Bovier-Lapierre (1888), le premier, décrit des capillaires sanguins dans la partie la plus épaisse du neuro-épithélium olfactif, capillaires vrais, à paroi d'une fragilité extrême.

Renaut (1889) ne les voit pas doublés par les éléments ordinaires du tissu conjonctif, et note qu'ils sont de très grand diamètre et que beaucoup semblent être des capillaires veineux « ils montent droit dans le neuro-épithélium en franchissant la vitrée, puis les cellules basales. Ils décrivent ensuite une anse rétrograde et sortent de l'épithélium sans s'être engagés dans la zone répondant aux noyaux ou aux portions supranucléaires des cellules de soutien. Quelques-uns de ces capillaires suivent un trajet horizontal plus ou moins étendu sous la ligne de ces noyaux. D'autres se renflent en une sorte de massue qui semble souvent terminale ».

Leur existence fut niée ensuite par :

Viollet (1901).

Kolmer (1928) : celui-ci les retrouve dans l'organe de Jacobson et le canal nasolacrymal du Rat et du Cobaye, mais pas dans le neuro-épithélium olfactif.

Mlle Valette (1931), employant des masses gélatinées à l'encre de Chine ne les observe jamais : « Jamais chez le Lapin, le Cobaye, le Rat, on ne voit dans la région olfactive, les capillaires s'élever dans l'épaisseur même de l'épithélium au-dessus du plan général de la vitrée ». Mlle Valette ajoute que ses études ont cependant porté sur des ensembles de

coupes sériées. Au niveau de la paroi interne de l'organe de Jacobson, par contre, Mlle Valette décrit « un réseau capillaire sous-épithélial à mailles irrégulières, d'où partent à angle droit les anses qui montent dans le neuro-épithélium, plus ou moins haut suivant les espèces ». Mais pour cet auteur, ces capillaires sont entourés par du tissu conjonctif et dans ces conditions ne sont que d'étroites papilles adélomorphes.

Lams a repris cette question en 1940 : il a trouvé régulièrement des capillaires chez des embryons de Cobaye, montant entre les cellules du neuro-épithélium olfactif, jusque sous la zone nucléaire des cellules épendytiques de soutien. Ces capillaires ne présentent ni revêtement musculaire, ni éléments conjonctifs péri-vasculaires.

— Lams n'observe qu'un simple voile très ténu de fibrilles collagènes, leur calibre est de 7 à 9 μ. « Leur trajet est parallèle à la surface libre du neuro-épithélium et ils ne dépassent pas la zone des noyaux des cellules épendytiques ». Lams insiste sur le fait que cette disposition rappelle exactement celle qui existe dans la paroi cérébrale embryonnaire.

Chez de nombreux animaux, Lams a constaté leur disparition après la naissance, mais n'a pas étudié leur régression. Chez le Cobaye par contre, Lams a pu constater leur persistance : et l'auteur insiste sur le fait que jamais ces capillaires ne se trouvent situés dans des papilles adélomorphes. D'après Lams « du réseau capillaire situé dans le chorion partent des capillaires qui s'élèvent entre les cellules basales et les neurones olfactifs et forment un réseau irrégulier entre les prolongements des cellules épendytiques, sans dépasser la zone des noyaux superficiels ». Toutefois, l'auteur ne fournit pas de documents photographiques sur les capillaires du Cobaye adulte.

Nous nous sommes attachés à rechercher attentivement ces capillaires dans le neuro-épithélium du Cobaye, mais nous ne les avons trouvés que chez l'embryon, chez le nouveau-né et une fois chez l'animal impubère. Nous n'avons pu également les mettre en évidence ni chez la Souris, ni chez le Rat adulte; dans cette dernière espèce toutefois, on peut voir quelques très rares et minuscules capillaires au niveau de la basale, mais jamais plus haut : ces capillaires ont un trajet

sinueux, parallèle à la vitrée et leur trajet intra-épithélial est court.

— Il est intéressant de noter que l'on ne voit même pas de vestiges de cette circulation chez l'adulte; il n'existe même pas ces fins cordons collagènes que l'on peut observer à la limite du neuro-épithélium olfactif, dans cette portion de la voûte recouverte par un épithélium de type intermédiaire.

5° *Lacunes dans le neuro-épithélium olfactif*

Lams a noté l'existence dans le neuro-épithélium olfactif de plusieurs Mammifères de «vésicules arrondies, remplies de substance incolorable et de quelques filaments pelotonnés: vésicules qui semblent bordées par des cellules dont on ne distingue que les noyaux et qu'on pourrait considérer comme cellules endothéliales». Ce sont des vésicules closes sans rapport avec les canaux excréteurs des glandes de Bowman; il ne peut s'agir non plus de vaisseux lymphatiques, pas plus d'ailleurs que de capillaires en voie de dégénérescence car ceux-ci ne dépassent jamais la rangée nucléaire des cellules cylindriques.

Pour Lams il s'agit là du résultat d'une dégénérescence locale dont les produits écartant les cellules leur donnent un aspect pseudo-endothélial.

Pour notre part nous n'avons trouvé ces vésicules qu'exceptionnellement et nous croyons qu'elles sont le résultat d'une atteinte pathologique de la muqueuse car nous ne les avons retrouvées que chez l'animal castré, et ceci dans le voisinage de la voûte des fosses nasales; ces lacunes nous ont paru développées à partir de la portion excrétrice des glandes de Bowman. Nous pensons que normalement les cellules épithéliales, glandulaires, épuisés, en voie de dégénérescence, disparaissent en se rapprochant progressivement des fosses nasales, sans modifier pour cela la structure des régions voisines du neuro-épithélium, ni constituer des formations vésiculaires.

6° *Terminaisons nerveuses libres dans le neuro-épithélium.*

Les premiers auteurs qui signalent l'existence de terminaisons libres dans le neuro-épithélium olfactif sont Grassi et Castronovo.

—Retzius en 1892 en décrit chez la Souris ainsi que chez la Grenouille.

— Brunner la même année, note qu'elles sont plus grosses que les fibres olfactives et leur reconnaît le trijumeau pour origine.

— Lenhossek également en 1892 les retrouve chez le Lapin dans l'épithélium olfactif et dans l'organe de Jacobson. Il note l'existence d'épaississements terminaux et considère que l'origine de ces fibres est très probablement le trijumeau.

— Cajal un an plus tard, ne veut pas leur reconnaître une individualité propre et les considère comme des fibres du nerf olfactif, opinion soutenue également par Van Gehuchten (1890).

— Lenhossek en 1894 affirme leur origine trigéminale.

— Disse en 1894 note que ces terminaisons sont formées soit par de simples fibres, soit par de véritables arborisations terminales; il les voit dans l'épithélium olfactif ainsi que dans l'épithélium respiratoire, et les considère comme étant des fibres sensitives.

— Morill en 1898, Jagodowski en 1901, Kallius en 1905 et Read en 1908 les retrouvent et les décrivent chez les Rongeurs.

— Tourneux montre par la suite que ces fibres se dépouillent de leur myéline avant de pénétrer dans l'épithélium. Kolmer enfin voit des boutons terminaux très fins, sous la limitante externe, occupant ainsi une situation très superficielle.

De nombreux auteurs devaient confirmer ces données.

Une étude intéressante, bien qu'ancienne et réalisée uniquement chez le poulet, avait d'ailleurs permis à Rubaschkin en 1903 de préciser l'origine de ces fibres. Sur des embryons de poulet de 9 jours, avec des coupes imprégnées à l'argent et d'incidence oblique, il a pu montrer les relations étroites unissant neuro-épithélium olfactif et trijumeau, des cellules du ganglion de Gasser envoyant directement des prolongements dans l'épithélium olfactif. L'auteur a vu également un certain nombre de cellules situées sous l'épithélium sensoriel formant ce qu'il a appelé le ganglion olfactif du trijumeau; ce ganglion est formé par des cellules bipolaires ou multipolaires envoyant un ou plusieurs prolongements péri-

phériques dans l'épithélium olfactif : les prolongements centraux de ces cellules ainsi que les fibres venues du ganglion de Gasser forment le « rameau olfactif du trijumeau ». Rubaschkin le distingue nettement du rameau ethmoïdal, destiné à la seule région respiratoire.

— Il existe donc de façont indiscutable des terminaisons libres dans le neuro-épithélium olfactif; elles sont constituées par des fibres d'aspect moniliforme, situées eutre les cellules sensorielles et les cellules de soutien et non dans les corps cellulaires; après avoir traversé la vitrée, elles ont d'abord un trajet plus ou moins parallèle à la basale puis remontent ensuite verticalement ou plus ou moins obliquement vers la surface. Il est classique de considérer que ces fibres proviennent en général du nasal interne qui arrive dans les fosses nasales après avoir traversé le trou ethmoïdal antérieur situé dans la paroi de l'orbite et après avoir parcouru le canal ethmoïdal antérieur creusé entre les masses latérales de l'ethmoïde et du frontal.

II. — CHORION DE LA MUQUEUSE OLFACTIVE

1° Il comprend tout d'abord une *charpente conjonctive* de structure assez lâche constituée par un fin feutrage de fibres collagènes et de fibrilles de réticuline. Nous n'avons pas pu mettre en évidence de fibres élastiques. Au contact du neuro-épithélium ce feutrage se condense, s'épaissit et forme une « basale » contenant des fibrocytes allongés parallèlement à la surface; cette basale est particulièrement nette chez le Rat. Il se condense également dans les régions profondes contre le cartilage et l'os.

Le chorion contient d'autre part des fibres musculaires lisses indépendantes situées dans la région profonde entre les grosses formations veineuses.

La richesse en tissu lymphoïde est interprétée différemment suivant les auteurs ; chez les embryons, les foetus, les animaux nouveaux-nés, Lams, ainsi que nous-mêmes, n'avons jamais trouvé d'infiltration leucocytaire. Chez l'adulte, les infiltrations lymphoïdes diffuses ou nodulaires n'apparaissent que dans des conditions pathologiques. Il existe enfin

quelques rares histiocytes, décrits par Seki (1941) chez le Rat.

2° *Formations vasculaires.* Les artères proviennent d'une branche de la cérébrale antérieure (observation de Noboru Takata, chez le Rat). Nous avons pu voir que ces artères donnent des rameaux artériels qui se dirigent en avant le long des faces latérales des deux bulbes olfactifs; ces artères se divisent au niveau de la lame criblée en plusieurs branches, situées entre les faisceaux des fibres olfactives.

Les artérioles descendent le long de la muqueuse et se terminent en donnant d'assez gros capillaires; pour Mlle Valette, des capillaires pénètrent dans les fascicules nerveux et cheminent en leur intérieur; ils donnent à l'angle droit des branches qui, remontant à travers le chorion, viennent buter contre la vitrée et s'anastomosent les uns aux autres pour former un vaste réseau capillaire sous-épithélial.

Il faut noter cependant que s'il existe de nombreux capillaires intra-fasciculaires, on peut en voir également de nombreux situés en dehors des faisceaux nerveux : leur section transversale indique qu'il ne s'agit pas de vaisseaux droits remontant vers la vitrée; il existe également d'assez nombreux capillaires dans la zone profonde du chorion, c'est-à-dire dans une région dénuée de tout fascicule nerveux.

Ces capillaires aboutissent dans des veinules situées en dessous du réseau capillaire sous-épithélial; ces veinules cheminant entre les faisceaux nerveux et les glandes de Bowman arrivent à un système veineux profond, constitué par de grosses veines à parois musculaires minces : leur section est de forme variable, circulaire ou irrégulière, hérissée de véritables éperons constitués par des formations musculaires lisses qui ceinturent la veine et l'étranglent de place en place. Ces veines ont leur paroi doublée par des fibres musculaires lisses qui s'insérant sur le périchondre ou le périoste, cheminent dans le chorion et s'insinuant entre les vaisseaux vont se perdre sur leurs parois. Il existe donc un dispositif vasculaire très net, comparable au dispositif vasculaire autonome de l'organe vomero nasal et ceci tout au long du neuro-épithélium olfactif.

Avec Mlle Valette, il est intéressant de noter la dispro-

portion très grande entre le système veineux très développé et le système artériel qui l'est fort peu; il s'agit là « d'un réseau fonctionnel beaucoup plus que d'un simple réseau nourricier ».

Vaisseaux lymphatiques

Les vaisseaux lymphatiques de la muqueuse olfactive des Rongeurs sont peu nombreux et ont été peu étudiés.

On a discuté cependant de façon assez précise l'existence possible de lymphatiques intraépithéliaux; Baum et Trautmann (1925) ont admis que les lymphatiques traversaient le neuro-épithélium olfactif et débouchaient ainsi directement dans les fosses nasales; mais ces observations furent par la suite infirmées par plusieurs auteurs. Les rapports également entre les lymphatiques et les espaces arachnoïdiens ont été souvent discutés (Baum et Trautmann, 1925); certes, on peut voir d'assez nombreux vaisseaux pénétrer depuis les méninges du bulbe olfactif vers la muqueuse olfactive, mais il semble bien qu'il n'y ait jamais de communication directe entre les lymphatiques de la cavité nasale et les espaces arachnoïdiens; le problème semble d'ailleurs n'avoir pas été étudié récemment de façon précise chez les Rongeurs.

3° *Formations nerveuses.* — Elles sont au nombre de quatre.

1. Fibres olfactives : les axones provenant du neuro-épithélium olfactif se coudent plus ou moins et se rassemblent en petits faisceaux qui se dirigent en arrière jusqu'au bulbe olfactif après avoir traversé la lame criblée. Ces fibres sont constituées par les cylindraxes des neurones olfactifs, entourés de gaines de Schwann et ne possèdent pas de myéline; il faut bien remarquer que tout comme chez l'homme il n'existe pas un nerf olfactif bien individualisé mais plus exactement un ensemble de faisceaux nerveux.

Pour Lams les cellules basales se continuent directement avec les cellules de Schwann : nous n'avons, pour notre part, pas pu vérifier cette assertion; nous remarquerons d'ailleurs que les fibres olfactives et leurs gaines de Schwann se forment à une époque où l'assise basale n'est pas encore indivi-

dualisée. Il existe d'autre part entre les fibres nerveuses d'assez nombreuses cellules névrogliques et de nombreux capillaires qui cheminent avec elles. Les faisceaux nerveux sont isolés par une mince gaine conjonctive.

2. Les fibres du trijumeau qui se dirigent vers le neuro-épithélium.

3. Les fibres du système nerveux végétatif périvasculaire : Nagahara a pu observer un plexus sympathique périvasculaire dont les branches terminales sont destinées aux glandes ainsi qu'à l'épithélium olfactif lui-même.

4. Les fibres du nerf terminal cheminent également dans le chorion de la muqueuse olfactive mais ne semblent pas se terminer au niveau du neuro-épithélium olfactif (travaux d'Huber et Guild notamment) ; elles se dirigent vers la région respiratoire.

4° *Formations glandulaires.* -- Les Rongeurs comme tous les Mammifères en général possèdent au niveau de la muqueuse olfactive des glandes spéciales, ou glandes de Bowman.

Elles n'existent que chez les Vertébrés à respiration aérienne: elles apparaissent pour la première fois chez les Batraciens sous la forme de grosses cellules granuleuses de situation intraépithéliale.

— Leur forme, leur structure, leur nature, ont donné lieu à maintes discussions.

Kolliker, Ecker, Schultze les considèrent comme de simples tubes droits incurvés à leur extrémité.

Dogiel constate que la portion glandulaire proprement dite qui se trouve dans le chorion, est faite de deux à quatre tubes provenant de la division du segment excréteur, au voisinage de l'épithélium. Pour Kolmer ce sont des glandes alvéolo-tubulaires, très élargies au niveau du chorion. Sabotta leur décrit une lumière extrêmement large — mais on admettra plus tard qu'il s'agit là d'une déformation paralytique. Lams signale l'existence de fines bandelettes obturantes au niveau des surfaces excrétantes des cellules; pour cet auteur, leur extrémité distale est rarement nettement délimitée et présente un ou plusieurs prolongements irréguliers,

donnant ainsi, en coupe transversale, à la cellule un aspect étoilé.

Pour de nombreux auteurs (Heidenheim, Klein, Ebner, Kolmer) il n'y aurait qu'un seul type de cellules, la variabilité de leur morphologie ne dépendant que de leur différence de situation. Pour Loewe, Paulsen, il y aurait en réalité trois types. Pour Masera les glandes de Bowman, tout au moins au niveau de l'organe olfactif de la cloison comprendraient deux sortes de cellules bien visibles avec les colorations à l'azan.

1. Cellules à cytoplasme jaunâtre avec de nombreuses granulations occupant toute la cellule.

2. Cellules à cytoplasme coloré en azur et granulations plus petites. Il existerait également des cellules à caractère mixte.

Leur *nature* enfin a donné lieu à de nombreuses controverses.

— Pour Kolliker, Ecker, Schultze, Tourneux, Jacques, Branca et Verne, Prenant et Bouin, Dubreuil : elles sont séreuses.

— Heidenheim a vu cependant du mucus.

— Stohr, Paulsen décrivent à côté de cellules séreuses des cellules muqueuses.

— Ebner considère leur produit de sécrétion comme spécifique, voisin du mucus.

Il semble en réalité qu'il s'agisse bien de glandes muqueuses.

— En 1928 Champy affirme leur nature muqueuse.

— C'est l'opinion également de Masera, de Lams, de Stowinski : ce dernier obtient une réponse positive avec le bleu de célestine, le bleu de toluidine ou de thionine, l'hématoxyline de Delafield, le mucicarmin. Il voit que le mucus existe sous la forme de granulations contenues au pôle basal des cellules.

Ces cellules possèdent également un appareil de Golgi au pôle apical et des granulations albuminoïdes au pôle basal que Stowinski considère comme répondant probablement à l'ergatoplasma de Prenant.

OBSERVATIONS PERSONNELLES

Elles ont porté essentiellement sur le Cobaye adulte ainsi que sur le Rat, la Souris, le Lapin.

1° *Morphologie des glandes de Bowman*

a) Chez le Cobaye.

— Au niveau de la cloison et de la voûte (fig. 7).

Les glandes de Bowman apparaissent comme des glandes tubuleuses simples ou ramifiées, les ramifications pouvant se faire à des niveaux différents de la portion sous-épithéliale de la glande.

Leur direction est rectiligne ou sinueuse, et plus ou moins oblique par rapport à la vitrée de l'épithélium superficiel.

La lumière est circulaire et très étroite. Les cellules qui la bordent sont de forme prismatique; leur protoplasme est homogène, et les noyaux sont rejetés vers le pôle basal de la cellule.

Disons que celui-ci est toujours bien limité; et ne se présente jamais sous un aspect ramifié.

Nous n'avons jamais observé à la partie distale de la glande de croissants de Gianuzzi.

Il est intéressant de noter d'autre part que ces glandes ne sont limitées par aucune basale, par aucune formation musculaire lisse, par aucun tassement collagène; les pôles basaux des cellules font saillie directement dans le chorion et leur ensemble dessine une ligne festonnée.

— Ces glandes débouchent dans les fosses nasales par l'intermédiaire d'un segment excréteur creusé dans le neuro-épithélium olfactif. Il possède une lumière rectiligne bordée par une rangée de cellules aplaties dont le protoplasme présente cependant les mêmes affinités tinctoriales que les cellules glandulaires.

— Au niveau des cornets ethmoïdaux (fig. 7).

Le chorion est beaucoup plus étroit et les formations nerveuses forment des faisceaux beaucoup plus nombreux et plus gros qu'au niveau de la cloison (région antérieure surtout); les glandes de Bowman ne pouvant occuper qu'un es-

pace restreint prennent la forme de cordons cellulaires aplatis, à lumière très fine. Les cellules perdent leur forme prismatique à bord externe bombé, et s'aplatissent en s'imbriquant les unes sur les autres. Elles ne reprennent leur morphologie normale que dans les régions où le chorion leur ménage un espace libre suffisamment grand.

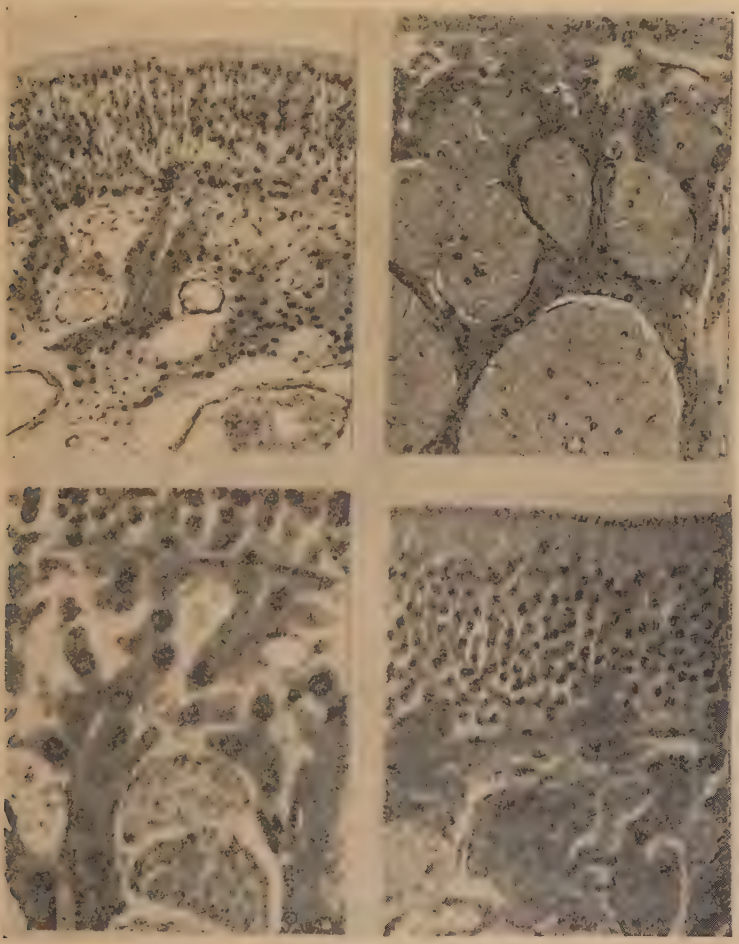

Fig. 7. — **Glandes de Bowman.**

En haut à gauche : Cobaye mâle adulte (cloison) : glandes tubulaires régulières.

En haut à droite : Cobaye mâle adulte (Cornets ethmoïdaux) : glandes aplaties : aspect imbriqué des cellules.

En bas à gauche : Rat mâle adulte (cloison) : polymorphisme des glandes. Forme triangulaire des cellules juxta-épithéliales.

En bas à droite : Lapin mâle adulte (voûte) : glandes intraépithéliales.

b) chez le Rat.

— Au niveau de la cloison et de la voûte (fig. 7). :

La glande est tubuleuse, souvent très contournée, à lumière très fine; les cellules sont de morphologie variable.

Dans le segment proximal sous-épithélial, les cellules qui font suite immédiatement au canal excréteur s'étalent le long de l'épithélium olfactif, prenant une forme en équerre assez caractéristique; coupées transversalement ces cellules apparaissent isolées au sein du chorion et présentent un aspect plus ou moins effilé. En dessous de ces cellules, les éléments cellulaires de la glande se présentent avec des épaisseurs très variables, s'étalant plus ou moins à l'intérieur du chorion : la glande ne possède pas ainsi de morphologie externe précise. Cependant, les limites cellulaires sont toujours nettes; elles n'apparaîtront plus ou moins floues que sur des coupes mal fixées ou légèrement déchirées.

Dans leur portion distale, les glandes de Bowman s'insinuent entre les faisceaux du nerf olfactif; ne disposant que d'un espace très limité, les glandes s'aplatissent et les cellules s'imbriquent les unes sur les autres suivant une disposition que nous avons déjà trouvée chez le Cobaye.

— Au niveau des cornets ethmoïdaux :

Sur une très faible épaisseur, dans la partie superficielle du chorion les cellules glandulaires sont volumineuses, globuleuses mais de taille très inégale. Dans la région profonde, les glandes de Bowman ne sont plus que de simples cordons plus ou moins aplatis.

On peut noter chez le Rat, d'une manière générale, deux particularités :

— Les canaux excréteurs sont beaucoup moins bien individualisés que chez le Cobaye ou le Lapin, et beaucoup plus rares; il semble qu'il n'y ait pas de véritable canal excréteur bordé par une rangée de cellules aplaties comme chez le Cobaye et remontant jusqu'à la limitante externe.

Le canal excréteur est bien visible seulement dans sa partie initiale au niveau de la couche basale du neuro-épithélium olfactif; mais dans les couches superficielles ce n'est plus qu'un simple interstice sans paroi propre; ces interstices parfois élargis sont remplis de mucus.

— En d'assez nombreux points il existe de véritables portions de glande de Bowman à situation intra épithéliale. On peut voir ainsi intercalées entre les cellules basales, une ou deux cellules dont les caractères cytoplasmiques et nucléaires sont ceux des cellules glandulaires et non des cellules excrétrices.

c) Chez la Souris.

Nous ne notons pas de particularité importante.

Les glandes de Bowman apparaissent comme des tubes assez réguliers dont les cellules affectent en général une forme globuleuse.

— Au niveau de la voûte, dans la région toute postérieure, les glandes qui s'étendent depuis l'épithélium jusqu'à la lame criblée ont un assez long trajet, sinueux et se présentent en section transversale régulière.

Il existe de courtes portions intra-épithéliales également et les canaux excréteurs sont de structure rudimentaire.

d) Chez le Lapin.

— Au niveau de la cloison :

Dans la portion antérieure de la région olfactive, les glandes de Bowman apparaissent comme des tubes bien séparés les uns des autres, à lumière bien visible et de section régulière: les cellules glandulaires sont cubiques et sensiblement identiques les unes aux autres. La plupart du temps la portion juxta-épithéliale présente une importante dilatation de la lumière; cette disposition déjà vue par Sabotta, n'a été retrouvée par nous que dans la portion antérieure de la cloison nasale.

— Au niveau des cornets supérieurs :

Les glandes de Bowman sont toujours bien séparées les unes des autres et occupent évidemment un espace bien plus grand que dans les espèces précédentes. Elles sont de structure nettement tubuleuse; la lumière est très étroite, bordée par une rangée de cellules, d'épaisseur variable dans les portions sous-épithéliales du chorion; d'ailleurs elles sont identiques les unes aux autres et présentent des limites toujours très nettes.

Elles n'affectent jamais la disposition lamellaire du Cobaye ni l'irrégularité de structure du Rat et de la Souris.

Les canaux excréteurs sont de type assez particulier. Presque continuellement la glande fait saillie dans l'épithélium et certaines cellules proprement glandulaires sont situées soit au niveau de la basale, soit au niveau des couches inférieures nucléaires neuroblastiques (fig. 7) ; leur protoplasme s'étire et s'étend entre les cellules épithéliales de soutien; la portion canaliculaire de la glande de Bowman peut être ainsi constituée non par des cellules excrétrices différenciées mais par de banales cellules glandulaires. Le plus souvent cependant, la portion distale du canal excréteur est limitée par des cellules pavimenteuses bien différentes des cellules glandulaires proprement dites.

— Nature des glandes de Bowman.

La nature muqueuse des glandes de Bowman ne nous semble pas douteuse. On peut déceler aisément le mucus par les réactions classiques. Chez la Souris, le Rat, le mucus est particulièrement bien visible au niveau du pôle apical des cellules, le pôle basal ayant une structure finement granuleuse d'affinité fuchsinophile. La réaction du mucicarmin est très fortement positive, notamment chez le Cobaye (les glandes de Bowman apparaissent colorées en rouge vif et non en rose pâle). La réaction est également positive dans toutes les autres espèces de Rongeurs étudiés, comme certains auteurs d'ailleurs l'avaient déjà affirmé (fig. 18).

Il existe un cycle sécrétoire net et la richesse en mucus varie d'une cellule à l'autre. On peut déceler également du mucus au niveau de la lumière et à la surface du neuro-épithélium.

— Nous avons étudié le chondriome de ces cellules (méthode d'Heidenheim) ; normalement celui-ci n'est représenté que par de fins et très nombreux chondriosomes; mais en poussant la différenciation à l'alun de fer on constate que seules subsistent de petites mottes granuleuses, intensément sidérophiles; elles ne sont visibles qu'au niveau de certaines cellules et sont toujours peu nombreuses; elles peuvent être rapprochées des gliosomes, des astrocytes et des plastes sidérophiles décrits par Noël dans différents objets et notamment dans la sole protoplasmique de la plaque motrice.

Disons également que nous n'avons jamais trouvé de pigment dans la glande de Bowman des Rongeurs.

— Les mitoses enfin sont tout à fait exceptionnelles; elles n'ont, à notre connaissance, jamais été signalées; nous n'en avons pour notre part rencontré qu'une fois au niveau de la portion juxta-épithéliale d'une glande de Bowman d'un Cobaye (fig. 8).

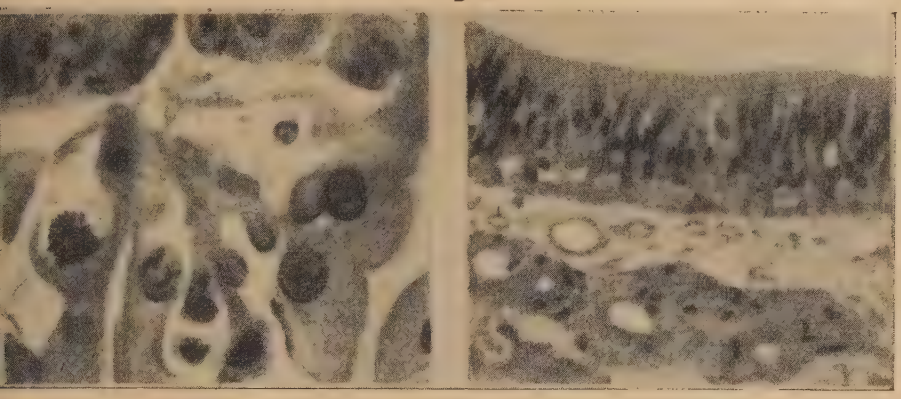

Fig. 8. — A gauche : Cobaye mâle adulte. Mitose au niveau du collet d'une glande Bowman.

A droite : Cobaye mâle castré : réseau vasculaire intraépithélial sclérosé au voisinage immédiat de la muqueuse de type intermédiaire.

III. — EPITHELIUM OLFACTIF INTERMEDIAIRE

Chez la majorité des Vertébrés le passage entre les deux types d'épithélium, respiratoire et olfactif, est brutal. Dans certains cas toutefois il existe une zone plus ou moins étendue où l'épithélium est de type intermédiaire. Cette structure fut décrite pour la première fois par Grassi et Castronovo (1889) chez le chien et plus tard par Alcock (1901), chez le porc; dans cette espèce l'épithélium intermédiaire est plus épais que l'épithélium respiratoire mais plus mince que l'épithélium olfactif proprement dit. Au-dessus de la basale il contient des cellules ciliées et des cellules épithéliales de soutien entre lesquelles on peut voir un grand nombre de cellules olfactives, avec une densité cependant plus faible qu'au

niveau du neuro-épithélium olfactif puisqu'elles ne représentent environ que 70 % des cellules de l'épithélium.

Observations personnelles

Nous distinguerons les épithéliums de type intermédiaire vrais, se voyant dans des conditions physiologiques, des épithéliums intermédiaires de nature pathologique.

1° *Epithélium de type intermédiaire vrai.*

En général, chez le Cobaye, la limite entre l'épithélium respiratoire et l'épithélium olfactif est bien tranchée : l'épithélium s'épaissit brutalement en allant vers la région olfactive, et prend d'emblée sa structure sensorielle. Toutefois on peut voir deux ou trois cellules muqueuses ciliées à la surface du neuro-épithélium et inversement quelques glandes de Bowman se prolongeant dans le chorion de la muqueuse respiratoire, mais ne débouchant de toutes façons qu'au niveau du neuro-épithélium.

Dans certaines régions par contre, on peut observer une disposition bien différente.

Au niveau de la voûte des fosses nasales (fig. 9), dans la portion antérieure de la région olfactive, l'épithélium sensoriel de la cloison ne se continue pas directement avec celui de la paroi externe. Sur une courte étendue on peut observer la structure suivante :

L'épithélium diminue rapidement d'épaisseur et sa limite interne devient irrégulière, présentant de nombreuses invaginations. L'épithélium a la structure habituelle des épithéliums respiratoires avec une assise basale à noyaux cylindriques, disposés régulièrement les uns à côté des autres, et une assise superficielle cylindrique possédant une bordure ciliée; le protoplasme de ces cellules est finement granuleux, et présente une activité sécrétoire muqueuse plus ou moins importante. Les invaginations sont constituées par des cellules riches en mucus, limitées en surface par une bordure vibratile qui ne fait défaut qu'au niveau des cellules les plus profondes; ces invaginations réalisent de véritables ébauches glandulaires.

A côté de ces différents éléments rencontrés dans l'épi-

thélium de type respiratoire on peut voir des éléments caractéristiques du neuro-épithélium olfactif.

1. Des neuroblastes olfactifs : on les trouve ou bien isolés entre les cellules cylindriques ciliées ou bien réunis en amas, constituant de véritables nids cellulaires. Ils ne forment jamais une couche continue; leur répartition est variable et leur nombre est toujours inférieur aux autres éléments épithéliaux.

2. Des glandes de Bowman : en général elles se présentent sous l'aspect de tubes d'assez courte longueur, occupant tout le chorion qui est de faible épaisseur à ce niveau, et débouchent dans le fond des invaginations glandulaires épithéliales. Il s'agit donc bien de formations propres à cette région et non de formations étrangères débouchant plus loin dans le neuro-épithélium olfactif proprement dit et simplement prolongées jusqu'à ce niveau. Nous n'avons pas trouvé de glandes acineuses séreuses mêlées aux glandes de Bowman.

Si l'épithélium présente en surface de nombreuses et volumineuses invaginations, le chorion également possède dans cette région une limite superficielle irrégulière; il envoie de nombreuses invaginations papillaires étroites mais profondes, notamment dans les régions voisines des formations glandulaires épithéliales; ces invaginations sont occupées par du tissu conjonctif fibreux prenant intensément le bleu d'aniline. En de nombreux points ces blocs fibreux se prolongent à l'intérieur de l'épithélium sous forme de fins cordonnets dirigés parallèlement à la surface, juste au-dessus de l'assise basale. Ces cordonnets sont de structure moniliforme et leur trajet est sinueux (fig. 8).

Ces dispositifs fibreux rencontrés de façon constante chez le Cobaye adulte correspondent au réseau capillaire qui occupe, on le sait, cette situation dans le neuro-épithélium olfactif de l'embryon et qui s'atrophie après la naissance. On retrouve également un épithélium sensoriel de type intermédiaire au niveau de la portion de la cloison située juste en avant de l'organe olfactif proprement dit (fig. 9). A ce niveau l'épithélium de revêtement est de nature respiratoire : c'est un épithélium cylindrique stratifié présentant une garniture

ciliée bien développée. Dans le chorion, par contre il n'existe aucune formation glandulaire séreuse.

De place en place on peut voir au sein même de l'épithélium de petits nids cellulaires formés par de véritables neurones olfactifs tout à fait isolés les uns des autres. Ils sont situés au niveau de l'assise basale et leurs noyaux n'atteignent jamais le niveau de la couche nucléaire des cellules ciliées.

Le chorion possède de nombreuses glandes de Bowman tout à fait caractéristiques; celles-ci vont déboucher de place en place en plein épithélium respiratoire.

2° *Epithélium intermédiaire de nature pathologique.*

L'examen d'un assez grand nombre de coupes nous a montré la fréquence des variations structurales des fosses nasales des Rongeurs.

D'assez nombreuses variations se voient ainsi au niveau des glandes de Bowman qui peuvent apparaître sous l'aspect de formations kystiques intra-épithéliales, écartant les cellules du neuro-épithélium olfactif, dues probablement à une oblitération du canal excréteur. Beaucoup plus intéressantes sont les variations de structure du neuro-épithélium olfactif qui chez certains individus et en certains points prend une structure bien spéciale.

Masera étudiant l'organe olfactif de la cloison, avait signalé une fois son absence et avait noté en même temps chez l'animal étudié que l'organe olfactif en entier était peu développé. Fruhwald en 1935, après oblitération des narines chez le Lapin avait observé une réduction de la muqueuse olfactive et en même temps du bulbe olfactif et du lobe piriforme.

Smith et Craigie (1936) avaient décrit un phénomène pathologique apparaissant spontanément et fréquemment chez des Rats blancs supposés normaux; les auteurs avaient observé ainsi une destruction des cellules olfactives entraînant une atrophie des prolongements centraux. Par la suite, l'épithélium olfactif disparaissait et était remplacé par un épithélium cylindrique cilié : l'organe de Jacobson était rarement touché.

Pour notre part, nous avons trouvé les faits suivants :

1. Chez une Souris mâle adulte (fig. 9).

Sur toute l'étendue de l'organe olfactif, mais d'un seul côté uniquement, nous avons pu noter une altération très importante de la muqueuse olfactive.

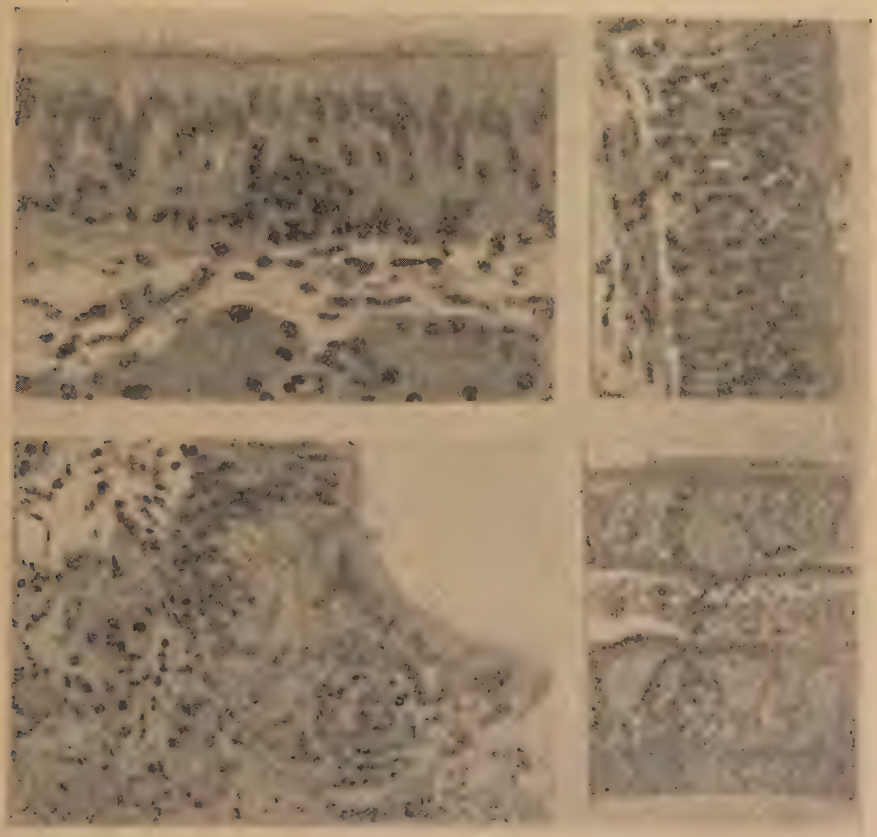

Fig. 9. — **Muqueuse de type intermédiaire.**

En haut à gauche. — Cobaye mâle adulte : Cloison nasale; nids de cellules sensorielle au sein d'un épithélium respiratoire cilié. Glandes de Bowman dans le chorion.

En bas à gauche. — Cobaye mâle adulte : Voûte nasale : cellules sensorielles au voisinage d'invaginations glanduliformes épithéliales.

En haut à droite. — Cobaye mâle castré : Muqueuse de type intermédiaire, s'étendant sur toute la surface de la région olfactive.

En bas à droite. — Souris mâle adulte : Dimorphisme des deux parois de la cloison; atrophie épithéliale mais persistance des éléments glandulaires et nerveux.

Celle-ci apparaît très nettement diminuée d'épaisseur, en raison de l'atrophie du chorion mais surtout de l'atrophie de l'épithélium qui ne présente que le 1/4 de son épaisseur normale. L'épithélium possède trois couches de cellules au lieu d'une dizaine normalement; son architecture cellulaire est bouleversée et les cellules sont disposées de façon anarchique; la couche basale est discontinue; les neuroblastes sont encore nombreux et sont situés entre quelques cellules épithéliales cylindriques. En surface les cellules tendent à prendre un aspect pavimenteux, formant les unes avec les autres une lame syntitiale de recouvrement. Très souvent les noyaux de ces cellules s'hypertrophient considérablement et deviennent monstrueux; leur structure nucléolaire témoigne de leur origine nerveuse très probable. Il n'y a pas non plus de limitante interne. Ajoutons qu'en aucun point cet épithélium ne prend le type respiratoire.

Au niveau du chorion il n'y a pas de vasodilatation, pas d'œdème interstitiel, pas d'infiltration; les fascicules nerveux sont de taille et d'aspect normaux. Les glandes de Bowman sont par contre altérées et apparaissent sous l'aspect de tubes étroits dont les cellules ne manifestent plus qu'une activité sécrétoire très légère; on peut observer une disparition presque complète du mucus normalement bien visible au niveau du pôle apical des cellules chez la Souris.

En surface, l'épithélium est recouvert par des débris nucléaires de cellules desquamées, mélés de mucus.

Ajoutons que cet aspect existait sur l'ensemble de l'organe olfactif (cloison et cornets), mais d'un côté seulement à l'exception toutefois de la région toute postérieure des fosses nasales, qui était de structure normale. L'ensemble des cornets apparaissait atrophié par rapport au côté sain; il n'y avait pas cependant d'altérations du squelette.

L'examen par coupes sériées nous montra qu'il n'y avait pas d'altération des bulbes olfactifs, et que la muqueuse respiratoire, épithélium et glandes, était de structure identique des deux côtés.

2. Chez un Cobaye mâle castré adulte fig. 9).

Nous avons pu observer d'autre part une atrophie portant sur l'organe olfactif des deux fosses nasales. Par coupes

sériées nous avons pu la retrouver sur toute la longueur de la cloison, sur les cornets ethmoïdaux et sur l'organe olfactif de Masera (nous n'avions malheureusement pas prélevé l'organe de Jacobson).

Sur l'ensemble de l'organe olfactif nous n'avons jamais trouvé de muqueuse normale; celle-ci se présentait partout avec de grosses modifications intéressant l'épithélium et le chorion.

L'épithélium très aminci ne comportait qu'un nombre restreint de couches; sa structure était bien de type mixte. La couche basale assez irrégulière, était de type sensoriel; par contre les cellules superficielles, cylindriques étaient de type respiratoire avec une bordure de cils vibratiles très nets. Entre les cellules épithéliales on pouvait voir d'assez nombreux neuroblastes olfactifs aisément reconnaissables par les dimensions et la structure de leur noyau. Au niveau du versant externe de la voûte des fosses nasales, ils apparaissaient groupés en véritables nids cellulaires, notamment au niveau d'invaginations glandulaires épithéliales.

D'autre part, au niveau du chorion on pouvait noter une infiltration cellulaire de nature inflammatoire très importante, en certains points massive (extrémité libre de certains cornets ethmoïdaux). Cette infiltration étouffait les glandes de Bowman qui apparaissaient beaucoup plus grêles que normalement et s'accompagnaient d'une forte congestion vasculaire. Les faisceaux nerveux olfactifs enfin s'étaient très raréfiés, cette diminution des faisceaux olfactifs allant de pair avec celle des neurones sensoriels.

Ajoutons que la lumière des fosses nasales était remplie par un nombre considérable de cellules sanguines, lymphocytes ou polynucléaires, ayant traversé l'épithélium et que l'infiltration du chorion et les ulcérations épithéliales s'étendaient également à la muqueuse respiratoire.

— En résumé.

Nous avons pu dans ces deux cas observer une altération particulièrement importante de la muqueuse olfactive.

Répondait-elle à une agénésie ou à une simple altération de nature pathologique et d'existence éphémère? Très cer-

tainement les lésions étaient de nature inflammatoire : l'absence d'altération bulbaire chez la souris, l'existence d'énormes infiltrations cellulaires évoquent bien un processus d'apparition récente répondant à cette étiologie. Ce processus pathologique était-il définitivement fixé? Il est certes difficile de répondre. Toutefois on connaît les possibilités de régénération du neuro-épithélium olfactif; ce dernier caractère permet de penser que ces lésions peuvent n'être qu'éphémères. Elles n'en sont pas moins intéressantes car elles réalisent une altération bien spéciale de la muqueuse olfactive qui, dans le cas du cobaye castré étudié, a pris des caractères indiscutables de muqueuse de type intermédiaire, l'épithélium se présentant avec des éléments ciliés et des éléments sensoriels.

Chez la souris il s'agit d'un aspect abérrant ne réalisant pas une structure intermédiaire vraie puisque l'épithélium ne possédait que des éléments olfactifs mélés à des cellules en voie de dégénérescence.

Nos observations sont différentes des observations américaines qui n'ont noté que le remplacement possible de l'épithélium olfactif par un épithélium respiratoire au cours de phénomènes pathologiques.

***

CONCLUSION

Nous croyons pouvoir, en fin de cette étude, insister sur les points suivants :

1. *Cellules de soutien*

Malgré leur appellation classique, il faut remarquer que ces cellules apparaissent non seulement comme des éléments de soutien mais aussi comme des éléments glandulaires : leur activité entraîne à la longue un état d'épuisement conduisant à la cytolyse, compensée elle-même par des phénomènes régénératifs à partir des cellules épithéliales voisines.

Leur forme et leur situation permettent enfin de les considérer comme l'analogue des épendymocytes.

2. *Glandes de Bowman*

Nous avons essayé de montrer que leur forme est variable non seulement d'une espèce à l'autre mais aussi suivant la région considérée. Pour nous, ce polymorphisme est dû au fait que les glandes de Bowman tendent à occuper la totalité des espaces laissés libres dans le chorion par les formations vasculaires et nerveuses.

— Si le chorion est abondant et les autres formations peu volumineuses, les glandes de Bowman seront constituées par des cellules très allongées transversalement et la lumière aura tendance à se dilater (cloison nasale du Lapin).

— Si le chorion leur ménage une place plus restreinte, les glandes de Bowman se présenteront sous l'aspect de tubes réguliers, à lumière très fine, à cellules prismatiques, d'épaisseur toujours égale (cloison de Cobaye).

— Au niveau des cornets ethmoïdaux, ou dans la région toute postérieure de la cloison et de la voûte, le chorion étant de faible épaisseur et les faisceaux olfactifs de plus en plus volumineux, les glandes de Bowman apparaîtront comme des tubes très aplatis dont les cellules de forme pavimenteuse s'imbriqueront les unes sur les autres (Cobaye - Rat).

— Dans certains cas (voûte nasale du Rat) les glandes de Bowman se présenteront avec un aspect polymorphe, en quelque sorte mixte : dans les régions superficielles du chorion de structure lâche, les glandes de Bowman seront constituées par des cellules effilées vers le pôle basal, s'étirant largement, notamment sous la vitrée. Dans les régions profondes au contraire, où les formations nerveuses sont nombreuses et volumineuses, les glandes de Bowman apparaîtront comme de simples tubes très minces limités par des cellules imbriquées les unes sur les autres.

Il ne nous semble pas ainsi possible de vouloir assigner aux glandes de Bowman une forme générale, précise et constante, du moins chez les Rongeurs.

— Ajoutons que chez le Lapin les glandes de Bowman présentent une portion glandulaire non excrétrice intra-épithéliale très nette.

— La nature muqueuse des glandes de Bowman, d'autre part, ne nous semble pas faire de doute tout au moins chez les espèces étudiées.

3. Signification de l'assise basale du neuro-épithélium olfactif et renouvellement des glandes de Bowman.

Les cellules glandulaires des glandes de Bowman présentent une activité fonctionnelle continue en rapport avec la mise en jeu également constante de l'organe olfactif. Leur sécrétion, ainsi que le démontre leur grande richesse en mucus, est active : il est dès lors logique de trouver des signes d'épuisement au niveau de certaines cellules; celles-ci, situées soit à l'extrémité de la glande (Rat), soit à des niveaux variables (Cobaye), se caractérisent par leur noyau pycnotique et leur taille plus faible; elles finissent par disparaître entièrement. et sont aussitôt remplacées par les cellules glandulaires voisines. Ces phénomènes vont exiger des processus de régénération.

D'une manière générale les phénomènes régénératifs ont lieu dans la portion initiale des glandes, au niveau du collet : ici cependant ce n'est que de façon tout à fait exceptionnelle que l'on peut voir des mitoses dans cette région; il semble bien ainsi qu'il faille chercher ailleurs l'origine du renouvellement des glandes de Bowman.

Pour nous celui-ci se fera non pas à partir d'éléments glandulaires différenciés mais bien à partir de l'assise basale du neuro-épithélium olfactif : origine qui nous semble être confirmée par plusieurs notions.

1° On sait que le neuro-épithélium olfactif présente chez l'adulte d'assez nombreuses mitoses; certaines situées au niveau de la couche nucléaire des cellules cylindriques assurent le renouvellement de cette catégorie cellulaire.

Mais il existe également, et en plus grand nombre d'ailleurs, des mitoses au niveau de l'assise basale du neuro-épithélium olfactif; quel peut être leur rôle?

Il est difficile de penser qu'elles puissent servir au renouvellement des cellules basales elles-mêmes; celles-ci ne présentant aucune activité glandulaire; situées profondément dans l'épithélium, elles jouent avant tout un rôle de soutien et ne présentent aucune activité pouvant entraîner des phénomènes de sénescence : il est bien évident également que ces mitoses ne peuvent donner naissance à de nouveaux neuroblastes; ce n'est qu'au cours des phénomènes régénératifs,

consécutifs à la section du bulbe olfactif, que l'on pourra observer une nouvelle neurogenèse; encore faut-il bien préciser qu'elle se fera aux dépens des neurones préexistants et non de l'assise basale. Il est logique ainsi d'admettre que les mitoses observées au niveau de cette assise doivent donner naissance à des éléments cellulaires destinés à quitter le neuro-épithélium olfactif.

2° Or, on sait d'autre part que l'assise basale apparaît au cours du développement embryonnaire en même temps que les glandes de Bowman; nous verrons également qu'elle ne s'individualise pas au niveau de l'organe de Jacobson qui ne possède pas ces formations.

Cette dépendance des glandes de Bowman vis-à-vis de l'assise basale étant démontrés chez l'embryon, il est logique dans ces conditions d'admettre que ces rapports de dépendance persisteront encore chez l'adulte.

Les cellules nées au niveau de l'assise basale rejoindront le collet des glandes de Bowman, juste sous la « vitrée » (Cobaye). Ajoutons que chez certaines espèces on observe de véritables portions glandulaires non excrétrices, de situation intra-épithéliale (Lapin); cette disposition s'accorde particulièrement bien avec l'origine intra-épithéliale des glandes de Bowman.

L'assise basale du neuro-épithélium olfactif nous apparaît ainsi comme une assise génératrice nécessaire au développement et au renouvellement des glandes de Bowman. Par cette fonction elle se sépare nettement des autres éléments cellulaires du neuro-épithélium olfactif. Remarquons par ailleurs que son origine exacte reste encore à préciser.

4. Muqueuse nasale de type intermédiaire.

— A côté des deux grands types de muqueuse rencontrés dans les fosses nasales, nous avons pu voir qu'il existait un type un peu particulier possédant à la fois des éléments épithéliaux de nature respiratoire et des neuroblastes olfactifs.

Nous avons retrouvé cette structure au niveau de la voûte et de la cloison chez le Cobaye, dans des conditions tout à fait physiologiques.

Cette remarque nous montre que l'existence des neuroblastes n'exige pas obligatoirement la présence des cellules épithéliales épendytiques. Par contre nous n'avons jamais retrouvé de neurones olfactifs avec un chorion dénué de glandes de Bowman. Leurs existences semblent étroitement liées l'une à l'autre.

Il nous semble ainsi qu'il serait possible de modifier la notion classique faisant correspondre les glandes de Bowman à l'épithélium olfactif tout entier, en ne reconnaissant qu'aux seuls neurones sensoriels un rôle, d'ailleurs mal défini, dans l'apparition de ces formations glandulaires.

Remarquons en outre que dans les épithéliums intermédiaires, il existe tout comme pour le neuro-épithélium olfactif une assise basale.

— Nous avons retrouvé également cette muqueuse de type intermédiaire au cours de phénomènes pathologiques et notamment chez un cobaye castré : nous l'avons d'ailleurs retrouvé au cours de nos recherches expérimentales dans les zones voisines des cicatrices opératoires.

Disons enfin que dans certains cas, l'épithélium olfactif se présente sous un aspect bien différent, franchement atypique, constitué uniquement par des neurones olfactifs de structure plus ou moins abérrante.

Etude topographique

Les différentes portions des fosses nasales présentent un certain nombre de particularités que nous allons envisager maintenant; bien que recouvertes essentiellement par la muqueuse olfactive, la muqueuse respiratoire ou la muqueuse de type intermédiaire, elles présentent cependant des différences parfois assez importantes de structure.

Dans cette étude nous envisagerons ainsi la répartition des différents types de muqueuses des fosses nasales; nous étudierons en même temps les particularités structurales et les diverses formations de cette région.

A. Narines.

Ce sont deux orifices étroits à direction sagittale dont les bords latéraux dessinent chacun un arc de cercle. Réduite à une simple fente dans sa portion moyenne, la lumière s'élargit à ses deux extrémités et plus spécialement à son extrémité supérieure; celle-ci est circonscrite par un anneau cartilagineux ouvert en dedans, assurant ainsi le maintien de l'ouverture de la narine. La moitié inférieure est dénuée de toute formation squelettique.

Les narines sont limitées en dedans par un épithélium malpighien.

Dans la portion élargie supérieure cet épithélium est mince, formé par quatre à cinq couches de cellules : il n'y a pas de papilles dermiques, l'assise basale est rectiligne; il n'y a pas de vitrée et le pôle basal des cellules de l'assise génératrice dessine une ligne festonnée creusée dans le chorion sous-jacent.

Dans la portion inférieure, l'épithélium est plus épais et présente de très nombreuses et très profondes papilles dermiques. Le chorion de cette région possède de longues fibres musculaires qui s'étendent jusqu'au voisinage immédiat de l'épithélium; leur contraction entraîne à chaque inspiration une dilatation de la narine, réduite à ce niveau, au repos et pendant l'expiration à une simple fente. Il n'existe pas de glandes dans le chorion.

L'épiderme situé de chaque côté et un peu en arrière des narines présente de nombreuses formations pilo-sébacées; la couche granuleuse est très développée, la richesse en kératohyaline des cellules étant particulièrement importante.

B. Vestibules.

Au niveau du vestibule, le cartilage de la cloison qui s'étend sur toute la longueur des fosses nasales, se bifurque au niveau de son bord supérieur; il fournit ainsi deux longues lames qui, s'écartant de plus en plus l'une de l'autre, vont former la voûte de chaque vestibule et descendre ensuite le long des faces externes. Le bord inférieur de la cloison cartilagineuse enfin, également bifurqué, s'appuie sur le prolongement antérieur des os intermaxillaires.

L'épithélium superficiel est de structure malpighienne et de faible épaisseur; il ne présente pas de formations papillaires. On peut voir quelques rares glandes acineuses séreuses, ainsi que les canaux collecteurs provenant de glandes situées dans la région respiratoire des fosses nasales.

Chez la Souris, Broman (1921) a décrit deux groupes glandulaires situés dans les portions supérieure et inférieure de la cloison, et deux autres groupes situés plus en arrière dans la cloison, à la limite entre le vestibule et la région respiratoire.

Il existe également un système veineux sous-épithélial dont la nature fonctionnelle ne peut faire de doute. Du côté externe, enfin, dans la région où manque le squelette cartilagineux, on

peut voir des fibres musculaires striées permettant l'augmentation du diamètre transversal du vestibule.

C. Cavité nasale proprement dite.

Nous l'étudierons essentiellement chez le Cobaye; disons d'emblée que la structure ne varie d'ailleurs guère entre les diverses espèces considérées.

I. *La cloison nasale.*

C'est une paroi importante des fosses nasales; elle est recouverte par les deux types de muqueuse, elle comprend de nombreuses formations glandulaires et vasculaires; c'est à son niveau que l'on trouve l'organe vomero-nasal et l'organe de Masera.

Epithélium de recouvrement. — L'épithélium respiratoire fait suite à l'épithélium malpighien vestibulaire; ce dernier s'étend davantage en arrière sur la partie inférieure que sur la partie supérieure de la cloison. La transition entre les deux types d'épithélium est brutale : l'épithélium malpighien se termine en biseau sous l'épithélium cilié; les deux assises basales se continuent l'une l'autre, mais les noyaux ovoïdes de l'épithélium vestibulaire deviennent ensuite régulièrement sphériques. Dans la zone de jonction on peut voir assez souvent quelques polynucléaires intraépithéliaux en voie de migration.

La muqueuse respiratoire qui fait suite à la muqueuse vestibulaire sera elle-même remplacée en arrière par la muqueuse olfactive. Celle-ci va apparaître très tôt dans la portion toute supérieure de la cloison; elle s'étendra progressivement mais ne revêtira la totalité de cette cloison que dans la portion toute postérieure des fosses nasales. La muqueuse olfactive occupera ainsi une étendue de forme triangulaire à base postérieure et à sommet antérieur tronqué situé contre les deux os nasaux.

Il convient de remarquer que dans la « zone respiratoire » des fosses nasales située en avant de l'orifice du canal naso-pharyngien il existe une petite bande de muqueuse olfactive de chaque côté de la cloison. Au niveau de la « portion sensorielle » située au-dessus du canal naso-pharyngien, il existera

encore dans la portion inférieure de cette paroi une étroite bande de muqueuse respiratoire.

On doit ajouter que la transition entre les deux types d'épithélium est brutale. Il existe, toutefois, deux régions où la transition se fait progressivement grâce à l'existence d'une muqueuse de type intermédiaire.

Celle-ci se voit tout d'abord juste en avant de la muqueuse sensorielle sur une surface n'excédant pas quelques dixièmes de millimètres de long. On la retrouve également au niveau de la voûte à une très petite distance après l'apparition de la muqueuse olfactive sur la cloison; elle est d'ailleurs très vite remplacée en arrière par la muqueuse sensorielle.

Les formations glandulaires. — Elles sont nombreuses et occupent une partie très importante du chorion; elles sont essentiellement de nature séreuse : elles débouchent, pour la plupart, dans la région antérieure vestibulaire des fosses nasales. On distingue :

1° Un amas glandulaire inférieur formé par des acini séreux en rapport avec les glandes de l'organe vomero-nasal; il a été décrit par RANVIER, KLEIN, SCHWINK; son canal excréteur débouche dans le canal de STENSON.

2° Plus en arrière, il existe un renflement très nettement visible sur les photographies (Fig. 2), occupant à peu près la région centrale de la cloison; la première description en a été faire par MASERA, en 1941; BROMAN n'avait fait qu'en signaler l'existence chez un embryon de Cobaye de 44 millimètres.

Elle apparaît plus tardivement au cours du développement que les autres formations glandulaires. Chez l'adulte elle forme un amas long de 2 millimètres environ, ayant en coupe une forme semi-circulaire. Elle est formée par un ou plusieurs lobes; il n'y a pas de capsule périphérique. Elle est de structure acineuse séreuse, les cellules présentant un protoplasme de structure hétérogène et d'affinités tinctoriales variables. Les conduits excréteurs uniques ou multiples vont s'ouvrir très en avant dans le vestibule nasal.

3° Nous avons pu voir qu'il existe également chez le Cobaye une petite glandule entièrement muqueuse, médiane, impaire, située sous le vomer; on retrouve également quelques acini

muqueux le long du vomer dans la région des fosses nasales où la cloison nasale est incomplète. Leurs canaux excréteurs débouchent directement dans les fosses nasales.

Broman (1916) avait signalé, chez la Souris, l'existence également d'une glande située sous la cloison contre les os intermaxillaires appelée par lui glande nasale infraseptale; les deux canaux excréteurs débouchent de chaque côté dans les fosses nasales. Broman ne parle jamais de la variété de ces acini qui, là aussi, sont de nature muqueuse.

Les formations vasculo-nerveuses. — Dans le chorion de la cloison on trouve plusieurs types d'éléments vasculaires :

— Quatre à cinq artères, à paroi musclée, situées profondément dans le chorion provenant de la cérébrale antérieure;

— Un réseau capillaire bien développé sous l'épithélium, ou au niveau des glandes, et débouchant dans des veinules à paroi musculaire.

Dans la région toute supérieure de la cloison on peut voir un petit dispositif vasculaire fonctionnel constitué par quatre ou cinq grosses veines, et par des fibres musculaires lisses indépendantes, situées en plein chorion : cette structure sera très voisine d'ailleurs du dispositif vasculaire trouvé au niveau de l'organe de Jacobson.

Les formations nerveuses sont représentées en dehors des formations rencontrées habituellement au niveau de la muqueuse respiratoire et de la muqueuse olfactive par :

1° Le nerf vomero-nasal : il remonte progressivement dans le chorion de la cloison depuis l'extrémité postérieure de l'organe de Jacobson jusqu'à la lame criblée de l'ethmoïde;

2° Les dernières ramifications du nerf terminal. C'est, en effet, au niveau de la cloison nasale que l'on rencontre les terminaisons de ce nerf (travaux de Huber et Guild chez le Lapin).

Signalons que Larsell a décrit des terminaisons non seulement au niveau des fibres musculaires lisses, mais également au niveau de l'épithélium. Ajoutons que le long de ces fibres nerveuses il existe d'assez nombreuses grosses cellules ganglionnaires que l'on peut comparer à des cellules sympathiques.

Formations annexes de la cloison nasale.

I. *Organe de* JACOBSON *ou organe vomero-nasal.*

Il se présente comme un organe pair, situé à la partie inférieure de la cloison nasale, de structure tubulaire, ouvert en avant, soit dans les fosses nasales, soit dans le canal incisif, fermé en arrière, protégé par une capsule ostéo-cartilagineuse, à rôle olfactif mal défini. Il a été l'objet de nombreux travaux de morphologie et d'anatomie comparée que nous résumerons d'abord très brièvement :

— La description initiale en a été faite en 1811 chez de nombreux Mammifères par JACOBSON qui avait vu également ses rapports avec des fibres nerveuses appartenant pour l'auteur au nerf olfactif.

— SEYDEL (1895) étudia les glandes de l'organe vomero-nasal et pensa que cet organe était rempli par leur produit de sécrétion.

— PIANNA (1880), KLEIN (1881-1882) étudièrent ses vaisseaux ainsi que HERZFELD (1889).

— KLEIN (1881-1882) étudia attentivement la structure de la capsule.

— BALOGH, dès 1861, décrivit l'existence de cellules olfactives dans la muqueuse et montra que les fibres nerveuses aboutissent à une petite formation située contre le bulbe olfactif et qu'il appela « Jacobson's hill ».

— Von LENHOSSEK (1892), CAJAL (1895) devaient reprendre ces études respectivement chez le Lapin et le Rat.

— E. SMITH (1897) décrivit contre le bulbe une formation qu'il appela ganglion de l'organe de JACOBSON.

— DOLLKIN (1909) appela ganglion terminal le point de terminaison des fibres du nerf olfactif.

— Mac COTTEN (1912) montra que toutes ces formations correspondaient à celle décrite par Von GUDDEL, en 1870, chez la Souris, le Lapin et le Cobaye sous le terme de bulbe olfactif accessoire. Il faut ajouter que pendant longtemps on avait confondu les fibres nerveuses issues de l'organe de JACOBSON avec le nerf olfactif et ce n'est que DE VRIES, en 1905, qui devait les en séparer et montrer qu'elles formaient un nerf particulier : le nerf vomero-nasal.

— BROMAN, plus récemment (1920), reprenait une grande

partie de ces travaux mais s'attachait surtout au problème physiologique que nous étudierons plus tard.

Indépendamment de ces travaux de pure morphologie, exécutés d'ailleurs souvent chez les Rongeurs car l'organe vomero-nasal y est en effet particulièrement développé, de nombreuses recherches *d'anatomie comparée* devaient montrer l'extension de cet organe à de très nombreux ordres :

1° Chez les *Poissons :* Son existence est en réalité contestée:
— Gawrilenko (1905) en voit une ébauche chez la Raie.
— Brookover (1910) pense que le rameau interne des ramifications périphériques du nerf olfactif serait le nerf vomero-nasal.
— Neal et Rand montrent que chez les Elasmobranches un organe olfactif supplémentaire, organe de Jacobson (?) se développe au niveau de chaque sac nasal.

2° Chez les *Batraciens :* On peut dire avec L. Van Ryssel-berghe que l'organe de Jacobson fait là son apparition. On le décrit chez la Grenouille, chez les Urodèles,..

3° Chez les *Reptiles :* Il est bien développé (Beard, 1899) mais pour Vialleton, Nemours, Rose, il n'existe chez les Crocodiliens qu'au cours de la vie embryonnaire.

4° Chez les *Oiseaux :* L'organe de Jacobson n'existe que chez l'embryon également; encore n'est-il représenté que par une simple gouttière.

5° Chez les *Mammifères :* L'organe de Jacobson existe chez presque tous les Mammifères au moins pendant la vie embryonnaire; on les trouve chez les Monotrèmes, les Marsupiaux, les Insectivores, il est particulièrement bien développé chez les Rongeurs ainsi que chez les Ongulés, les Carnivores. Chez les Mammifères aquatiques, il s'atrophie (Pinnipèdes) ou disparaît (Cétacés) ; chez les Mammifères volants (Cheiroptères) il ne se voit que sous forme d'ébauche chez l'embryon.

Chez l'homme, Keith a montré que l'organe de Jacobson atteignait son maximum de développement au cinquième mois et plus récemment, Humphrey (1940) montrait que le bulbe olfactif accessoire possédait à cette même période son maximum de développement. Koelliker le retrouva chez un fœtus, souvent chez de jeunes enfants, occasionnellement chez

l'adulte. Noyes (1934) trouva un organe de Jacobson chez douze enfants nouveaux-nés.

Etudes chez les Rongeurs.

I. Généralités.

L'organe de Jacobson a été décrit à plusieurs reprises chez les Rongeurs; nous avons, pour notre part, essayé de préciser

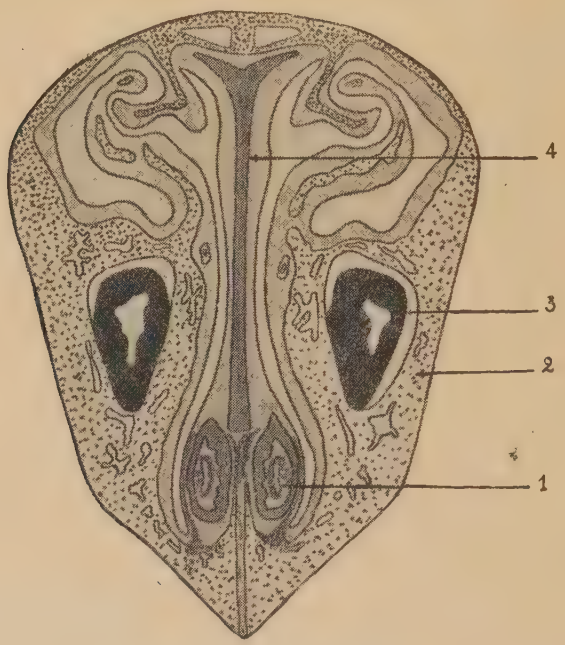

Fig. 10. — **Coupe frontale schématique antérieure des fosses nasales**
1. Organe vomero-nasal; 2. Os intermaxillaire; 3. Incisive supérieure; 4. Cartilage de la cloison.

un certain nombre de points que nous exposerons au cours de cette étude. Il occupe chez les Rongeurs sa situation habituelle dans la portion inférieure de la cloison. C'est un tube fermé en arrière, ouvert en avant, et tout entier compris dans une loge ostéo-cartilagineuse (Fig. 10).

On sait que chez la majorité des Vertébrés il s'ouvre dans le canal nasopalatin, à des niveaux différents; il est cependant dans tous ces cas en relation directe avec la cavité bucale.

Chez les Rongeurs, au contraire, ainsi que chez certains Primates, chez l'Homme, l'organe de JACOBSON débouche non plus en face du canal naso-palatin mais bien dans les fosses nasales directement, bien en avant de l'orifice nasal du canal incisif.

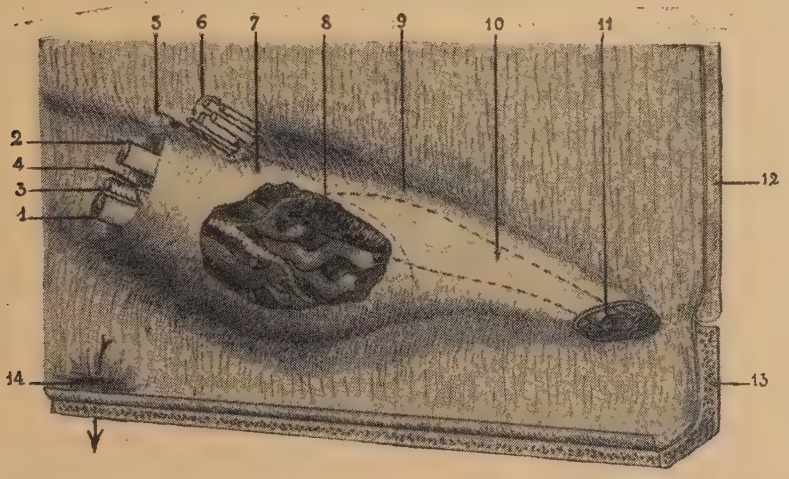

Fig. 11. — **L'organe de Jacobson en place dans sa loge** (schématique). 1 et 2. Veines; 3. Artère; 4. Tronc sympathique; 5. Filet sensitif avec petit renflement ganglionnaire; 6. Les cinq branches du nerf vomero-nasal; 7. Capsule osseuse; 8. Extrémité postérieure de l'organe de Jacobson; 9. Cartilage de Jacobson; 10. Projection de l'organe de Jacobson sur la paroi externe de sa loge; 11. Orifice de l'organe de Jacobson; 12. Cartilage de la cloison; 1. Os intermaxillaire; 14. Orifice nasal du canal de Stenson.

Dimensions :

Longueur (Cobaye) :

OJ proprement dit.	5	mm.
Capsule.	7,5	mm.

Diamètre (Cobaye) :

Maximum.	1,9	mm.
Minimum.	0,4	mm.
(la lumière étant collabée)		

Diamètre (Rat) :

Maximum.	0,6	mm.
Minimum.	0,37	mm.

Le diamètre transversal (diamètre minimum) s'agrandit considérablement au cours des mouvements d'aspiration de l'organe.

II. *Loge* (Organe de JACOBSON du Cobaye).

L'organe de JACOBSON est particulièrement bien protégé grâce à une capsule ostéo-cartilagineuse dont la structure est variable suivant la région considérée.

— Dans la régon toute antérieure des fosses nasales, succédant au vestibule, on remarque que le cartilage de la cloison se continue de part et d'autre de la ligne médiane par une lame qui, passant sous le plancher puis sur la paroi externe des fosses nasales, remonte vers le canal naso-lacrymal et de là s'étend jusqu'au milieu du cornet maxillo-turbinal; le squelette de celui-ci est, en effet, cartilagineux tout au moins dans la région antérieure de sa portion basale; ailleurs, le squelette est entièrement osseux.

— Un peu plus en arrière, cette lame cartilagineuse va se scinder en trois tronçons qui formeront :

1° La lame verticale, médiane, cartilagineuse de la cloison;

2° De chaque côté, deux lames, fortement incurvées, formant le plancher des fosses nasales et remontant latéralement le long de la cloison;

3° Deux courtes lames situées dans la base du cornet inférieur.

Les deux lames situées au niveau du plancher des fosses nasales vont se rapprocher progressivement l'une de l'autre; en même temps la lame verticale de la cloison diminuera de longueur et les deux petites lames viendront se placer dans son prolongement, constituant en quelque sorte le squelette de la partie inférieure de la cloison nasale. Les fosses nasales s'étendent de chaque côté de celles-ci. C'est à ce niveau que l'on verra l'orifice de l'organe de JACOBSON, ouvert ainsi directement dans les fosses nasales. Plus en arrière, les deux cartilages, appelés cartilages de JACOBSON, viendront presque au contact l'un de l'autre sur la ligne médiane; ils s'incurveront de plus en plus, la concavité dirigée en dehors contiendra l'organe de JACOBSON proprement dit (Fig. 12). Le cartilage de simple gouttière se transformera ensuite en anneau, mieux en capsule entièrement fermée, reposant de chaque côté sur l'intermaxillaire.

Cette capsule cartilagineuse ne fournira que le squelette de la partie antérieure de la loge de l'organe de JACOBSON.

En arrière, le cartilage est remplacé par du tissu osseux et sa limite circonscrit un large orifice ouvert en bas, en arrière et en dehors; il en résulte que les parois supérieure et interne de cet étui cartilagineux sont plus étendues en arrière que les parois inférieure et externe; elles sont également plus épaisses (Fig. 12).

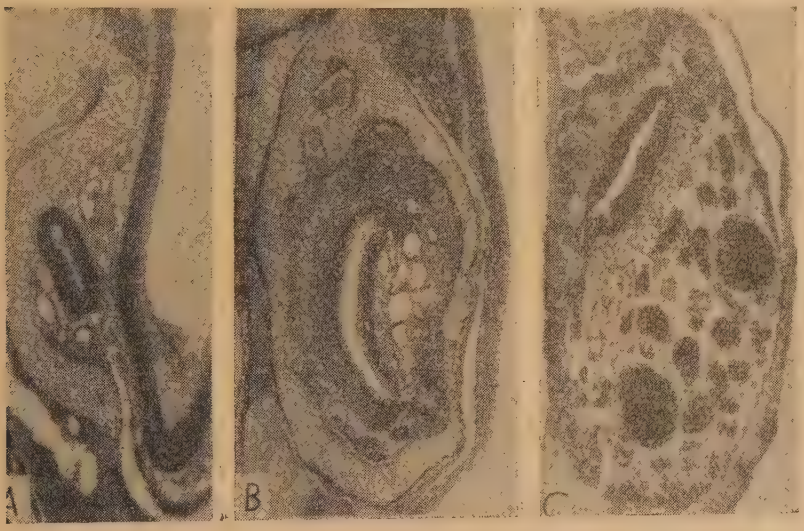

Fig. 12. — **Organe de Jacobson et son dispositif vasculaire autonome.**
A - Coupe frontale antérieure : loge cartilagineuse incomplète.
B - Coupe frontale moyenne : loge cartilagineuse complète.
C - Coupe frontale postérieure : loge osseuse, maximum de développement du dispositif vasculaire autonome.

La portion osseuse de la loge forme une capsule spacieuse constituée aux dépens de l'intermaxillaire. La paroi interne est une mince cloison, médio-sagittale, accolée étroitement à la cloison homologue. Sa paroi externe, également très mince, s'unit à la paroi interne sur le bord supérieur de l'organe. Celle-ci s'épaissit à ce niveau et se présente comme un os spongieux, dans les cavités duquel se trouvent de gros éléments vasculo-nerveux. Elle se prolonge enfin en haut vers la cloison cartilagineuse et les deux parois internes, en s'évasant à leur partie supérieure, forment une gouttière qui reçoit la limite inférieure de la cloison.

Il faut ajouter que la paroi externe se raccorde en avant

avec la grande circonférence du cartilage de JACOBSON suivant une large surface taillée en biseau, si bien que, sur les coupes frontales, la loge comporte sur une courte longueur une double paroi ostéocartilagineuse.

Plus en arrière, tandis que la paroi interne conserve toute sa hauteur, la paroi externe se raccourcit et ne se raccorde plus avec cette dernière : la loge s'ouvre alors vers le haut. La paroi externe disparaîtra progressivement; par contre, la paroi interne persistera et, unies l'une à l'autre, les deux parois internes contribueront à former le squelette de la cloison nasale.

Ainsi, donc, la loge de l'organe de JACOBSON incomplètement fermée en avant, puisque ses éléments se continuent progressivement avec le squelette de la région vestibulaire, est toute entière fermée dans sa partie moyenne et est largement ouverte en arrière (Fig. 11).

III. *L'organe de* JACOBSON *proprement dit* (Cobaye).

C'est un tube, ouvert en avant, fermé en arrière. Il s'ouvre dans la région toute antérieure de la loge : mais en arrière, il laisse derrière lui une vaste portion libre qu'occupera une formation vasculaire de type bien spécial.

Ce tube s'ouvre par un orifice étroit creusé dans la paroi interne des fosses nasales, à 0,4 mm. du point déclive, en pleine muqueuse respiratoire. A l'orifice fait suite un collet qui s'agrandit progressivement. En arrière, enfin, au niveau de son extrémité postérieure, l'organe de JACOBSON se retrécit de nouveau.

En coupe transversale, il est réniforme, le bord concave regardant en dedans. On lui distingue deux faces : interne et externe.

Structure :

1° *Au niveau de l'abouchement* dans les fosses nasales, l'organe de JACOBSON est tapissé par un épithélium pavimenteux stratifié qui se continue progressivement avec l'épithélium cilié des fosses nasales;

2° *Au niveau du collet*, l'épithélium de type malpighien disparaît progressivement et se trouve remplacé par un épithélium

cylindrique stratifié à quatre ou cinq couches de cellules, ceci aussi bien au niveau de la face interne que de la face externe.

Un peu plus en arrière, on voit apparaître de nombreux neurones olfactifs dans la portion inférieure de la paroi interne, provoquant un épaississement très important de la paroi.

Au niveau du bord supérieur qui est large et constitue plus exactement une face, on voit apparaître une garniture ciliée au pôle apical des cellules superficielles. Ce bord supérieur est irrégulier et dessine des invaginations intraépithéliales;

3° *Partie moyenne.* Le dimorphisme des parois interne et externe s'accentue considérablement; la paroi interne prenant le caractère sensoriel olfactif, la paroi externe le type respiratoire.

Paroi interne (Fig. 13).

Elle est de beaucoup la plus épaisse et représente la zone fonctionnelle de l'organe. Son épaisseur est de cent μ environ. Elle est constituée par un épithélium de type olfactif au niveau duquel on trouve les éléments fondamentaux du neuro-épithélium olfactif : cellules de soutien et cellules olfactives. Dans le détail, la paroi interne de l'organe de JACOBSON diffère cependant très sensiblement du neuro-épithélium olfactif proprement dit. Elle comprend les formations suivantes :

1° Une *vitrée* ,très mince, constituée essentiellement par un très léger tassement conjonctif : cette membrane, d'ailleurs, n'est pas continue;

2° Au-dessus de la vitrée, contrairement aux faits observés au niveau du neuro-épithélium olfactif, nous n'avons *jamais* constaté l'existence d'une *couche basale;* nulle part il n'existe cette lame syncitiale bien caractérisée par des noyaux plus ou moins réguliers, bien différents des noyaux neuroniques;

3° Les *cellules de soutien* s'étendent ainsi depuis la lumière de l'organe jusqu'au chorion.

Leurs portions inférieures s'anastomosent les unes aux autres et forment une lame d'aspect syncitial au contact de laquelle on pourra observer quelques rares noyaux très aplatis de nature

conjonctive et d'origine vasculaire; elle est creusée de nombreuses lacunes contenant les prolongements distaux des cellules olfactives.

Les noyaux des cellules de soutien sont disposés près du

Fig. 13. — En haut : Epithélium sensoriel de l'organe de Jacobson (Cobaye) présentant de nets caractères embryonnaires. — Absence d'assise basale; noyaux des cellules de soutien bien individualisés; capillaires intra-épithéliaux; absence de glandes de Bowman.
En bas : Organe de Jacobson du Rat en état de dilatation ou de contraction; identité du contenu de l'organe.

pôle apical; ils sont allongés, tassés les uns contre les autres, prenant fortement l'hématoxyline. Ils se différencient ainsi nettement de ceux rencontrés au niveau du neuro-épithélium olfactif, de forme ovoïde, peu serrés les uns contre les autres et à chromatine lâche. Leur aspect rappelle, par contre, très nettement celui que l'on peut observer chez l'embryon au niveau de l'organe olfactif proprement dit;

4° Les neurones olfactifs disposés entre les cellules de soutien ont leur soma nucléifère situé sous la rangée nucléaire des cellules de soutien; ces neurones olfactifs s'étendent jusqu'à la lame protoplasmique basale, suivant six à neuf couches. Ils ont sensiblement la même structure que les neurones de l'organe olfactif proprement dit. Von Brünn, Retzius, Read ont observé cependant que les cils étaient à peine formés.

Les prolongements centraux se réunissent les uns aux autres avant de passer dans le chorion et forment ainsi de petits faisceaux nerveux, situés dans les lacunes creusées dans les portions inférieures des cellules de soutien. Ils sortent obliquement de l'épithélium. On peut remarquer également que les noyaux neuroniques sont légèrement plus gros ici qu'au niveau de l'organe olfactif; disons enfin que la densité de ces cellules est ici beaucoup plus faible; les neurones sont disposés sans ordre, jamais aussi tassés qu'au niveau de l'organe olfactif; ils ne forment pas de couches régulièrement disposées. Là encore nous retrouvons une structure voisine de celle de l'embryon:

4° Au-dessus des cellules de soutien enfin, il existe une *limitante interne* beaucoup plus mince qu'au niveau du neuro-épithélium olfactif, et dénuée de sécrétion muqueuse.

Au niveau de cette paroi interne, on peut observer de très nombreux *capillaires intraépithéliaux;* tous les auteurs (Kolmer, M^lle^ Valette, Lams, etc...) sont d'accord pour reconnaître leur existence et ceci non seulement chez l'embryon mais aussi chez l'adulte. Après avoir traversé la vitrée, ils remontent verticalement dans l'épithélium, mais n'atteignent jamais la couche nucléaire des cellules de soutien; ils se recourbent ensuite, cheminant plus ou moins parallèlement à la surface de l'épithélium puis repartent vers le chorion.

Pour Lams, ces capillaires forment un véritable réseau anastomotique. Ils sont, le plus souvent, de très fin diamètre

(7 à 9 μ) et sont constitués par un simple endothélium sans doublure conjonctive; celle-ci ne se voit qu'au tout début de leur trajet; on ne peut donc pas dire avec M^lle^ Valette qu'il s'agit là de papilles adélomorphes.

Enfin, il convient de préciser que l'épithélium interne de l'organe de Jacobson, contrairement au neuro-épithélium olfactif, n'est pas en rapport avec des *glandes de* Bowman; ces glandes font entièrement défaut au niveau de l'organe de Jacobson; leur sécrétion par conséquent ne doit pas être indispensable à l'olfaction, tout au moins au niveau de cet organe.

Paroi externe.

Elle est de type tout à fait différent, ne jouant aucun rôle sensoriel. C'est un épithélium de type respiratoire, cylindrique stratifié ou plus exactement pseudo-stratifié : il comprend une assise de cellules cylindriques plus ou moins étroites à protoplasme fortement fuchsinophile, sans activité glandulaire importante, présentant le plus souvent une bordure ciliée. Entre les pieds de ces cellules cylindriques on trouve de nombreuses cellules de remplacement. Il n'y a pas de cellules caliciformes. Dans la région moyenne de l'organe, il existe de nombreuses invaginations épithéliales donnant un aspect festonné irrégulier à la limite superficielle de cette paroi. En quelques rares endroits, nous avons pu observer l'existence de petites cavités sphériques intraépithéliales bordées par des cellules dont le pôle apical présente une importante garniture ciliée; elles communiquent par un très léger pertuis avec la lumière de l'organe.

Cet épithélium est beaucoup moins étendu que l'épithélium sensoriel; ce dernier, en effet, ne s'étend pas seulement sur la face interne mais également sur les bords supérieur et inférieur de l'organe vomero-nasal.

4° *Portion terminale de l'organe de* Jacobson.

L'organe de Jacobson se termine par une extrémité effilée donnant naissance à plusieurs diverticules de courte longueur.

A ce niveaux, l'épithélium sensoriel et l'épithélium respiratoire sont remplacés par un même épithélium cylindrique stratifié sans caractère bien défini.

IV. *Les formations annexes de l'organe de* JACOBSON.

Il existe entre l'organe de JACOBSON et la capsule une charpente fibro-élastique et un chorion riche en formations vasculo-nerveuses et glandulaires.

1° La charpente fibro-élastique (Fig. 14).

L'organe de JACOBSON est entouré par un feutrage conjonctif assez épais. Au trichrome de MASSON on peut voir que ce feutrage est fait avant tout par un tassement fibroblastique assez dense, sans participation de collagène. L'orcéine nous a montré qu'il existait parallèlement un très riche réseau élastique, légèrement plus marqué sur la face externe, formé essentiellement par des fibres circulaires.

Nous avons retrouvé un feutrage fibro-élastique contre la face interne de la loge ostéo-cartilagineuse se confondant avec le feuillet superficiel du périoste. La richesse en fibres élastiques est d'ailleurs ici beaucoup plus faible.

2° Le chorion.

Le chorion, situé entre l'épithélium sensoriel et la paroi interne de la loge est mince; il est constitué par un tissu conjonctif fibroblastique riche en collagène, et présente quelques rares fibres musculaires lisses.

Le chorion, situé entre l'épithélium respiratoire et la paroi externe de la loge occupe une étendue beaucoup plus importante, mais il n'est représenté que par quelques fibroblastes, quelques rares fibres collagènes très fines. Il existe, par contre, de très nombreuses fibres musculaires lisses situées entre les importantes formations vasculaires observées à ce niveau.

Enfin, en arrière de l'organe de JACOBSON, on trouve un conjonctif également très réduit, par suite de la présence de nombreux vaisseaux et de groupes glandulaires volumineux.

Il n'existe aucune formation lymphoïde dans le chorion.

3° Les formations vasculaires.

Elles sont très intéressantes à étudier.

Les vaisseaux afférents et efférents, ainsi que les formations nerveuses constituent un gros pédicule qui pénètre par l'orifice creusé en arrière dans la loge osseuse de l'organe. Ce pédicule a suivi le chorion de la cloison nasale, suivant un trajet oblique en dedans et en avant, et comprend (Fig. 11) :

— Une artère de calibre moyen entourée de deux grosse veines;

— Un tronc nerveux sympathique situé au-dessus de l'ar tère.

Le tout est situé au-dessous du nerf vomero-nasal dont les

Fig. 14. — **Dispositif vasculaire autonome du Cobaye.**

En haut à gauche : Armature fibro-élastique de l'organe de Jacobson.
En bas à gauche : Insertions musculaires sur le périote
En haut à droite : Insertions musculaires sur la gaine fibro-élastique de l'organe de Jacobson
En bas à droite : Fibres musculaires intervasculaires

différents faisceaux sont séparés du pédicule vasculaire par des lames osseuses.

L'artère, parvenue dans la capsule osseuse, se divise en deux artérioles principales qui, rapidement, se résolvent en une riche arborisation de capillaires que l'on peut trouver au niveau de tout le chorion, mais plus spécialement contre l'épithélium respiratoire, et entre les acini glandulaires. Ces capillaires débouchent ensuite dans de vastes lacunes veineuses anfractueuses qui remplissent la majeure partie de la capsule osseuse. Dans la région antérieure, à paroi cartilagineuse, le floccule vasculaire est absent et se trouve remplacé par quelques veines de section irrégulière. Plus en arrière, le floccule constitué par de volumineuses lacunes arrondies augmente de plus en plus d'importance; c'est dans la portion distale de la loge, en arrière de l'organe de JACOBSON, que le floccule vasculaire prendra son maximum de développement (Fig. 14).

On observe à ce niveau de grosses lacunes veineuses arrondies, recevant le sang venu des régions antérieures ainsi que le sang des capillaires voisins. Ces veinules sont limitées par un endothélium doublé d'une couche de fibres musculaires lisses. Il n'existe pas d'épaississement musculaire de la paroi, de nature sphinctérienne.

Si nous admettons les définitions mêmes de NICOLAS, il n'y a là qu'un dispositif congestif veineux et non un tissu érectile vrai, développé, on le sait, uniquement à partir de capillaires.

En dehors des éléments composant la tunique des vaisseaux, on observe avec une grande netté une résille de longues fibres musculaires lisses qui s'insinuent en s'incurvant plus ou moins entre les grosses lacunes veineuses (Fig. 14). Ces fibres musculaires lisses semblent s'arrêter avant d'atteindre les parois osseuses de l'organe de JACOBSON. En réalité, si on met en évidence la charpente élastique par l'orcéine, on s'aperçoit que ces fibres musculaires lisses viennent s'insérer par de véritables petits tendons sur le pourtour de cette gaîne; au niveau de la paroi osseuse, elles s'insèrent perpendiculairement; au niveau de l'armature élastique qui revêt l'organe lui-même, l'insertion des fibres musculaires présente une obliquité variable. Il faut bien remarquer que ces fibres musculaires sont indépendantes des fibres musculaires des parois vasculaires (Fig. 14).

Ce dispositif vasculaire décrit en partie par d'assez nom-

breux auteurs, répond à un type assez particulier et nous croyons pouvoir l'individualiser sous le terme de dispositif vasculaire autonome de l'organe de JACOBSON.

4. Les formations nerveuses.

a) Le nerf vomero-nasal.

Ce nerf, actuellement bien individualisé, avait été confondu autrefois avec le nerf olfactif.

Les prolongements centraux, réunis déjà en petits faisceaux dans l'épithélium sensoriel, s'accolent les uns aux autres pour former quatre ou cinq gros faisceaux dans la région postérieure de l'organe, et constituent, en arrière de la loge osseuse, un gros tronc nerveux.

Celui-ci, par un trajet oblique en haut et en arrière, se dirige vers la lame criblée; il est situé profondément dans la muqueuse de la cloison, au niveau du renflement glandulaire. Il comprend quatre ou cinq cents petits faisceaux bien individualisés les uns des autres par de fines cloisons conjonctives; les fibres sont amyéliniques. D'assez nombreuses cellules névrogliques leurs sont associées.

Il se termine après avoir traversé la lame criblée de l'ethmoïde au niveau du bulbe olfactif accessoire.

b) Le nerf terminal.

DE VRIES, DOLLKEN, avaient confondu non seulement chez l'homme mais aussi chez les Rongeurs le nerf vomero-nasal avec le nerf terminal; pour DOLLKEN, le nerf terminal était lui-même le nerf de l'organe de JACOBSON.

Si les travaux de SIMONETTA, en 1932, semblent montrer que le nerf vomero-nasal et le nerf terminal ont tous les deux la même origine et la même signification chez les Chéiroptères, les recherches de HUBER et GUILD, chez le Lapin notamment, ont montré que le nerf terminal était une formation propre, sans rapport avec le nerf vomero-nasal ni avec le nerf olfactif proprement dit.

Le nerf terminal envoie de nombreuses terminaisons au niveau de l'organe vomero-nasal. Dès son passage à travers la lame criblée, HUBER et GUILD ont pu montrer que les fibres du nerf terminal, du moins chez le Lapin, accompagnent les branches du nerf vomero-nasal, les fibres du nerf terminal étant

les plus internes; une grande partie ira ainsi jusqu'à l'organe de JACOBSON et se terminera à ce niveau.

Ces travaux contredisent les conclusions de LARSELL (1918) qui considère qu'il n'y a pas dans la règle de rapport entre ce nerf et l'organe vomero-nasal.

HUBER et GUILD, d'autre part, signalent l'existence de petits groupes cellulaires plus ou moins importants échelonnés le long du trajet de ces branches terminales.

Nous avons nous-même retrouvé quelques-unes de ces fibres nerveuses à proximité des branches du nerf vomero-nasal au niveau de la portion postérieure de l'organe de JACOBSON; si on les suit en arrière, au niveau de la terminaison de la capsule osseuse, on constate qu'elles aboutissent à petit ganglion assez analogue à ceux que l'on rencontre en d'autres points de la muqueuse pituitaire fréquemment annexés au nerf terminal.

c) Filets sympathiques.

Accompagnant le pédicule vasculaire, on peut voir un tronc nerveux sypmpathique; celui-ci va se terminer rapidement et donner de nombreuses arborisations qui suivront le trajet vasculaire; certaines, également bien visibles au niveau du dispositif vasculaire, se terminent sur les vaisseaux et sur les fibres musculaires lisses de cet appareil.

d) Terminaisons trigéminales.

Von LENHOSSEK (1892) a décrit les terminaisons libres dans l'épithélium sensoriel chez le Lapin, quelques-unes allant jusqu'à la surface de l'épithélium et présentant de petits boutons terminaux; elles furent retrouvées ensuite par R. Y. CAJAL (1895). Pour READ (1908), ces terminaisons proviennent du trijumeau : elles ont ainsi la même origine que les terminaisons libres de l'appareil olfactif.

4° Les formations glandulaires.

Chez tous les Rongeurs étudiés, l'organe de JACOBSON ne possède pas de glandes de BOWMAN. On doit rapprocher cette particularité de l'absence d'assise basale rencontrée également au niveau de cet organe. Il possède, par contre, de très nombreuses glandes séreuses : elles ont été partiellement étudiées par SEYDEL (1895) et BROMAN (1920).

Toutes ces glandes acineuses sont de type séreux. Nous avons

pu remarquer que leur disposition varie suivant la région considérée. Elles n'apparaissent qu'au niveau de la région fonctionnelle, après la région du collet, sous l'aspect de petits amas situés du côté externe, près du bord supérieur et inférieur de l'organe; ces deux amas sont séparés par quelques lacunes veineuses. Ils vont se réunir ensuite l'un à l'autre formant un important dispositif glandulaire directement appliqué contre la paroi externe cartilagineuse; les canaux excréteurs débouchent au niveau des bords supérieur et inférieur, exactement au point de jonction des deux épithéliums.

En arrière, cette lame glandulaire va s'étendre davantage, et dans la région où l'organe de JACOBSON présente son maximum de développement, les glandes acineuses formeront un anneau complet directement appliqué contre la paroi osseuse : il s'épaissit dans la région supérieure et inférieure. Au niveau du pôle supérieur, les acini glandulaires seront séparés les uns des autres par les faisceaux du nerf vomero-nasal.

En arrière de l'organe, l'anneau glandulaire va se scinder en deux groupes : un inférieur destiné à disparaître, un supérieur très volumineux qui se continue au delà de la loge osseuse, dans la muqueuse pituitaire, de chaque côté de la cloison.

Tous ces acini débouchent dans de gros canaux collecteurs constituant par eux-même un dispositif bien particulier. L'organe de JACOBSON, avant de se terminer, présente, en effet, sur ses bords supérieur et inférieur des diverticules qui s'enfoncent dans la glande acineuse, et se prolongent en arrière de lui; ces diverticules sont constitués par un épithélium cylindrique stratifié dont le pôle apical présente, sauf dans la portion terminale, une très nette garniture ciliée : ils se continuent progressivement avec les vrais canaux excréteurs glandulaires.

Enfin, plus en arrière, la loge osseuse disparaît et l'amas glandulaire n'est plus représenté que par quelques acini qui se séparent largement de la grosse glande acineuse située au-dessus en pleine muqueuse pituitaire.

On doit retenir qu'il existe ainsi des glandes acineuses dans le chorion d'un épithélium sensoriel olfactif; c'est là un caractère jamais trouvé au niveau du neuro-épithélium olfactif; mais les glandes acineuses ne sont pas, contrairement aux glan-

des de BOWMAN, une dépendance de cet épithélium sensoriel, et ne débouchent pas à son niveau.

L'organe vomero-nasal en dehors du Cobaye.

L'organe de JACOBSON se rapproche du type déjà décrit; il existe cependant quelques variations de structure :

1. Souris.

La disposition est ici quelque peu différente, la paroi interne étant plus exactement inféro-interne. Il existe quelques rares capillaires intraépithéliaux. Quelques glandes séreuses directement appliquées contre l'épithélium sensoriel déforment la vitrée.

Le dispositif vasculaire est constitué par une grosse lacune veineuse accompagnée de quelques veines beaucoup moins importantes; la musculature des tuniques et la musculature extravasculaire sont, par contre, particulièrement bien développées et constituent, autour des lumières vasculaires, un bloc tissulaire compact.

2. Rat.

En coupe transversale, la forme de l'organe de JACOBSON est légèrement différente de celle du Cobaye; la paroi interne a la forme d'un demi-cercle; la paroi externe, mieux supero-externe, beaucoup moins étendue, est plus ou moins rectiligne et bombe légèrement dans la lumière de l'organe de JACOBSON.

Les cellules de soutien sont bien individualisées par leur noyau allongé, fortement chromatophile; leur pôle apical contient de petits grains de sécrétion qui se dirigent vers la lumière de l'organe. Rappelons, d'autre part, que R. Y CAJAL a décrit des cellules olfactives dans la paroi externe.

Les capillaires intraépithéliaux sont ici assez nombreux, ils ont la forme d'une anse, à direction bien rectiligne, perpendiculaire à la vitrée; ils sont accompagnés par une délicate tramule collagène.

Dans la région moyenne de l'organe, sous la paroi externe, on peut voir le dispositif vasculaire autonome, représenté par une grosse veine à paroi musculaire accompagnée de quelques autres lacunes veineuses de situation plus externe (Fig. 13).

Conformément aux descriptions de Pianna (1880) et Herzfeld (1819), mais, contrairement aux observations de Jungersen (1881), il existe bien chez le Rat, en dehors des fibres musculaires vasculaires, des fibres indépendantes de ces formations; au niveau de cette région moyenne, elles sont cependant très peu nombreuses.

Dans la région postérieure de la loge, la grosse veine centrale est limitée par une épaisse tunique musculaire; il existe, en outre, de très nombreuses fibres musculaires lisses s'insérant soit sur la tunique fibro-conjonctive de l'organe lui-même, soit sur les parois osseuses ou encore au niveau des tuniques vasculaires; la musculature de l'organe vomero-nasal présente donc chez le Rat un grand développement (Fig. 15).

3. Lapin.

L'organe vomero-nasal y est très bien développé.

Il est limité sur toute son étendue par le cartilage de Jacobson (Klein); celui-ci a, en coupe transversale, la forme d'un anneau ouvert seulement dans sa région postérieure pour laisser passer le pédicule vasculo-nerveux de l'organe; cette ouverture se fait aux dépens de la paroi externe; la paroi interne conserve, elle, toute sa hauteur et contribue à former le squelette de la portion inférieure de la cloison.

La dualité morphologique des deux faces est toujours très nette; Van Lenhossek (1892) a cependant signalé la présence de neurones olfactifs dans la paroi externe.

Le dispositif vasculaire autonome du Lapin se rapproche beaucoup de celui du Cobaye; il est constitué par de nombreuses veines ou lacunes veineuses de section assez irrégulière, limitées par une musculature lisse mince; par contre, il existe de très nombreuses fibres musculaires dans le chorion; très longues, elles s'insèrent, en dedans, sur la paroi externe de l'organe de Jacobson et, en dehors, sur la paroi cartilagineuse et contournent les vaisseaux; elles sont séparées les unes des autres par du tissu conjonctif lâche.

En arrière, la musculature est beaucoup moins développée et est représentée par des fibres musculaires à direction essentiellement longitudinale.

Canal naso-palatin

On l'appelle aussi canal incisif ou canal de STENSON; ou même, d'après certains auteurs, canal de STENON. Il fait communiquer cavité buccale et cavité nasale.

D'une manière générale, chez les Vertébrés, l'organe vomero-nasal est toujours en rapport avec ce canal, il y débouche toujours mais à des niveaux différents.

Chez certains Primates, et chez certains Rongeurs (Lapin, Cobaye, Rat, Souris) l'organe de JACOBSON est, au contraire, indépendant de la cavité buccale; il s'ouvre directement dans les fosses nasales, bien en avant de l'orifice supérieur du canal incisif. Chez le Cobaye, cette ouverture est réduite à une simple fente mais, le plus souvent, elle est élargie. Elle se trouve au point déclive des fosses nasales.

— Le trajet du canal est rectiligne ou plus ou moins sinueux. Che la Souris, le Rat, le Cobaye, il est presque perpendiculaire à la voûte du palais (BROMAN).

— L'orifice buccal est toujours très étroit. Les deux orifices buccaux sont situés sur une surélévation du palais appelée papille; à ce niveau l'épithélium buccal est très épaissi et l'on trouve dans le chorion un noyau cartilagineux.

— La paroi du canal est constituée par un épithélium malpighien sans invaginations papillaires conjonctives, fait de trois à quatre couches cellulaires avec une discrète kératinisation superficielle.

Dans la portion voisine de la cavité buccale, nous avons pu observer, chez le Rat tout au moins, l'existence d'olives du goût (Fig. 15).

Les canaux, d'autre part, sont souvent entourés par des formations cartilagineuses assurant la béance de la lumière; chez le Cobaye les parties inférieures du canal sont ainsi complètement entourées de cartilage (BROMAN).

Ce dernier auteur a également décrit, dans les parties molles qui entourent le canal incisif chez le Rat, deux corps graisseux qui s'étendent depuis la lèvre supérieure jusqu'à la partie antérieure du palais; chez la Souris et le Rat, un muscle transversal, en se contractant, fait déplacer ces corps graisseux qui viennent alors comprimer les deux canaux. Chez le Cobaye,

l'appareil musculaire est représenté par deux muscles transversaux et deux muscles obliques.

Pour Broman, cette musculature n'existe que chez les Ron-

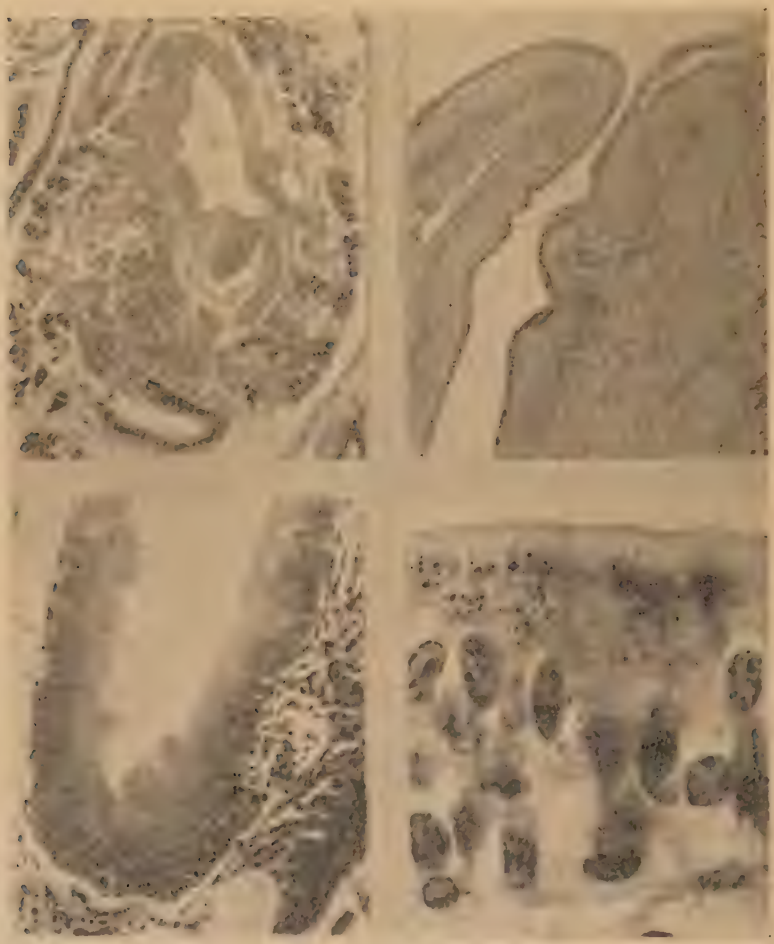

Fig. 15. — En haut à gauche : Dispositif vasculaire autonome du Rat : Musculature très développée.

En haut à droite : Canal nasolacrymal du Rat : Bourgeon du goût près de l'orifice buccal.

En bas à gauche : Portion supérieure du canal nasolacrymal de la Souris : modifications morphologiques et desquamation des cellules superficielles.

En bas à droite : Portion inférieure du canal nasolacrymal du Rat. Granulations de bilirubine au pôle apical des cellules cylindriques

geurs; cette particularité est d'ailleurs à rapprocher de la situation toute spéciale de cet organe dans cet ordre de Mammifères.

L'organe olfactif de la cloison (Fig. 16).

En 1942, MASERA a décrit chez certains Rongeurs une portion de muqueuse olfactive inclue en pleine muqueuse pituitaire, située sur les parois de la glande acineuse séreuse que l'on observe au centre de la cloison et décrite par ce même auteur. Ces travaux furent repris par CORTESI en 1947. Nous avons pu nous-même retrouver cet organe chez le Cobaye adulte comme chez l'embryon. Il semble, pour le moment tout au moins, que cet organe n'existe que chez certains Rongeurs : CORTESI ne l'a retrouvé ni chez la Brebis, ni chez le Hérisson.

Cet organe olfactif et glandulaire est situé dans la région postéro-inférieure de la cloison; il forme, comme nous l'avons vu, une saillie ovalaire sur la cloison et envoie quatre plongements, deux antérieurs et deux postérieurs :

Antéro-supérieur vers le vestibule;
Antéro-inférieur vers l'organe de JACOBSON;
Postéro-supérieur vers l'organe olfactif;
Postéro-inférieur court, vers le canal naso-pharyngien.

La glandule séreuse est recouverte en grande partie par un épithélium de type respiratoire; mais sur le versant inférieur l'épithélium change brutalement de structure et prend le caractère sensoriel; celui-ci est sans continuité avec la muqueuse olfactive située au-dessus et derrière lui.

En dessous de l'épithélium, on trouve des glandes de BOWMAN typiques. Les fibres nerveuses nées de cet épithélium forment deux faisceaux (CORTESI) qui se dirigent en haut et en arrière et gagnent ensuite le bulbe olfactif.

Etudiant son développement embryonnaire, MASERA a pu observer que cette zone d'épithélium est comprise chez un embryon de Cobaye de 24 mm. dans la muqueuse olfactive alors très étendue. Chez un embryon de 75 mm. au contraire, l'épithélium olfactif septal se distingue du reste de l'organe olfactif dont il est séparé par une muqueuse respiratoire étendue sur une longueur de 1,2 mm.

L'organe olfactif de la cloison que nous avons retrouvé chez

le Cobaye exactement suivant la description de Masera, a été vu également par cet auteur chez la Souris adulte. On le retrouve également chez l'embryon de Lapin, de Didelphys, de Rat. Chez la Souris nouveau-né il n'est pas encore isolé de l'organe olfactif; on le voit nettement chez le Rat nouveau-né; chez le Lapin, il s'atrophie au cours du développement embryonnaire et disparaît entièrement à la naissance. De toutes

Fig. 16. — A gauche : Portion respiratoire des fosses nasales du Cobaye. Cornet nasoturbinal en haut; cornet maxillo turbinal en bas. On aperçoit à gauche la racine de l'incisive et un peu plus à droite la partie supérieure du canal nasolacrymal.

En haut à droite : Portion sensorielle des fosses nasales de cobaye. Cornets ethmo-turbinaux. Cloison nasale à squelette osteo-cartilagineux. A gauche, on aperçoit l'extrémité du sinus maxillaire.

En bas à droite : Organe de Masera. Glandule acineuse séreuse contenant le nerf vomero-nasal, recouverte en partie par une muqueuse sensorielle dont on distingue l'épithélium superficiel épais, et quelques glandes de Bowman.

façons, c'est chez le Cobaye qu'il est le mieux développé. Nous discuterons ailleurs de sa signification fonctionnelle.

II. *Cornet maxillo-turbinal* (Fig. 16).

Il s'implante tout le long de la paroi externe de la région respiratoire, sur l'os intermaxillaire, juste au-dessus du canal naso-lacrymal.

Il a la forme d'une lame dirigée vers le haut et présente, dans sa portion moyenne, une double inflexion d'abord en dehors, ensuite en dedans; son extrémité supérieure se recourbe en dedans vers la face externe de la base d'implantation du cornet moyen; il émet un court prolongement du côté externe (non visible sur la photographie qui n'intéresse que la portion postérieure du cornet).

Structure.

Le cornet maxillo-turbinal est formé par une charpente osseuse recouverte d'une muqueuse.

a) Squelette :

Il est constitué par une lame osseuse propre d'os fibreux compact creusée d'une cavité médullaire; elle s'appuie en dehors sur l'intermaxillaire et envoie un prolongement pour le rameau externe.

b) Muqueuse :

Le revêtement épithélial : Sur la face interne, l'épithélium est d'abord cylindrique stratifié, formé simplement par deux couches de cellules sans éléments caliciformes ni cils vibratiles. Au niveau de la première coudure qui dirige le cornet de dedans en dehors, l'épithélium s'épaissit et prend le type malpighien : il est formé alors par une assise basale surmontée d'un corps muqueux à trois couches cellulaires avec présence de kératohyaline; en surface on peut voir de minces lamelles cornées en voie de desquamation. Cet épithélium malpighien va s'étendre non seulement sur la portion distale de la face interne mais aussi sur l'extrémité libre du cornet et sur la face externe.

Il ne disparaît que dans la portion postérieure des cornets :

à ce niveau, la face interne est tapissée par un épithélium cylindrique stratifié, et la face externe est revêtue d'un épithélium cubique simple ou stratifié.

Au niveau du revêtement malpighien, nous avons pu noter l'existence d'incisures, d'invaginations épithéliales vers le chorion, apparaissant comme de véritables diverticules développés à partir des couches superficielles de l'épithélium.

L'ensemble de l'épithélium repose sur une basale presque inexistante formée par le tassement de quelques fibres collagènes appartenant au chorion.

Nous avons pu, en outre, constater la présence de l'épithélium malpighien non seulement chez l'adulte mais aussi chez le nouveau-né et même chez l'embryon. Il ne s'agit donc pas là d'un dispositif apparu secondairement ayant la valeur d'une métaplasie réactionnelle vis-à-vis du milieu extérieur.

Ajoutons que chez le Rat (RENAUT, M^lle^ VALETTE), à la partie toute antérieure du cornet, le derme envoie de profondes papilles intraépithéliales centrées chacune par un capillaire flexueux.

Le chorion, chez le Cobaye, est constitué par un tissu conjonctif lâche avec de nombreux vaisseaux et d'importantes formations glandulaires.

Une artère à paroi musculaire peu épaisse après avoir pénétré dans la base du cornet fournit un certain nombre d'artérioles qui aboutissent elles-mêmes à des capillaires sous-épithéliaux de très fin diamètre ainsi qu'à de nombreux capillaires périglandulaires. Ces capillaires débouchent dans un important dispositif vasculaire fonctionnel qui occupe toute l'extrémité libre du cornet et la majeure partie du chorion de la face externe. Ce dispositif est constitué par de grosses lacunes veineuses de calibre irrégulier à paroi plissée, de structure fibro-musculaire; les lumières sont gorgées de sang et dessinent un vaste réseau. Ce réseau aboutit à des veinules finement musclées, qui se dirigent vers la base d'implantation du cornet; les veines émissaires vont se jeter en arrière dans les plexus pharyngiens, en avant dans ceux des régions labiale et buccale.

Pour M^lle^ VALETTE ce gros plexus veineux constitue bien un tissu doué de turgescence mais il ne constitue en rien un tissu érectile puisqu'il est de structure veineuse et non capillaire.

Il existe d'autre part dans le chorion de très nombreuses

glandes séreuses : glandes acineuses avec nombreux segments intercalaires et quelques canaux excréteurs débouchant directement dans la lumière des fosses nasales. Elles disparaissent entièrement au niveau du peloton vasculaire qui occupe l'extrémité libre du cornet.

III. *Cornet naso-turbinal* (Fig. 16).

Il s'insère sur la voûte des fosses nasales et a la forme d'un T renversé. Il est constitué comme le cornet maxillo-turbinal par un squelette osseux avec un revêtement muqueux.

1. Le squelette :

Il est représenté par une mince lamelle apparaissant comme une formation propre du cornet. Il est constitué par un os fibreux épousant la forme générale du cornet, percé de nombreuses lacunes occupées par du tissu médullaire et de nombreux vaisseaux.

2. La muqueuse :

Le revêtement épithélial : Il est différent suivant que l'on examine la face interne ou la face externe du cornet.

Sur la face interne, il est constitué en totalité par un épithélium cylindrique cilié dont le pôle apical des cellules superficielles présente les réactions tinctoriales du mucus. Cet épithélium est irrégulier et dessine de nombreuses invaginations à lumière rectiligne et de section cylindrique. Un certain nombre d'entre elles voient leur lumière se boursoufler et prendre une forme sphérique. Ces éléments qui ont jusqu'à cent μ de diamètre, débouchent dans les fosses nasales par un orifice étroit; cette disposition explique que très souvent la coupe passe en arrière ou en avant de la zone d'abouchement; la formation glandulaire apparaît alors comme une vésicule ciliée de situation parfois intracellulaire lorsque la coupe est presque tangentielle. Ces vésicules sont limitées en surface par une assise cellulaire ciliée pavimenteuse.

Ces invaginations glandulaires ne se rencontrent que dans la partie antérieure de la face externe du cornet naso-turbinal. Plus en arrière, l'épithélium est régulier et de structure cylindrique ciliée, plus ou moins riche en cellules caliciformes.

Sur la face externe, le revêtement épithélial apparaît différent; on note, en effet, la disparition des formations glandulaires et de la garniture ciliée.

Au niveau de la portion externe de l'extrémité libre du cornet, l'épithélium est irrégulier et présente des incisures creusées dans ses couches superficielles. Si l'on se rapproche de la zone d'insertion des cornets, l'épithélium redevient régulier, s'amincit considérablement mais conserve ses caractères d'épithélium malpighien.

Dans la moitié postérieure de cette face externe, cet épithélium malpighien est remplacé par un épithélium, cylindrique ou cubique stratifié, sans garniture ciliée, ni cellules caliciformes.

Nous retrouvons là une disposition assez analogue à celle du cornet maxillo-turbinal également tapissé en majeure partie par un épithélium cilié et par un épithélium malpighien.

Le Chorion : Il est formé par un tissu conjonctif lâche, légèrement plus dense vers les régions superficielles; on y constate une assez grande richesse en fibroblastes et cellules lymphoïdes. On trouve, d'autre part, d'importantes formations glandulaires et vasculaires.

1° Il existe de nombreuses glandes acineuses séreuses situées principalement le long de la face externe et au nivau du bord inférieur libre, plus exactement au niveau des deux extrémités interne et externe de la branche horizontale du T dessiné par le cornet. Les segments intercalaires sont nombreux; les canaux excréteurs débouchent directement dans les fosses nasales après avoir traversé l'épithélium superficiel.

2° Les vaisseaux sont également nombreux et sont représentés essentiellement par un réseau capillaire sous-épithélial et péri-glandulaire ainsi que par toute une série de veinules à paroi musculaire mince et à lumière béante; elles sont situées sous l'épithélium au-dessus de la couche glandulaire. Il n'y a pas de formations turgescentes analogues à celles que l'on trouve au niveau du cornet maxillo-turbinal.

IV. *Cornets ethmo-turbinaux* (Fig. 16).

Situés en arrière du cornet naso-turbinal, ils vont cloisonner partiellement la portion olfactive des fosses nasales. Ces cornets sont de taille et de forme très variable; leur pied d'insertion se trouve soit sur la face supérieure, soit sur les faces inférieure ou externe des fosses nasales. Sur une coupe transversale ,nous voyons qu'il existe sept cornets possédant chacun une zone d'insertion propre. En réalité cinq d'entre eux seulement sont bien développés et bien visibles macroscopiquement.

Les 1er et 2^{e} sont insérés sur la voûte des fosses nasales mais seul le 2^{e} est une formation bien développée; les 3^{e}, 4^{e} et 5^{e} cornets sont insérés sur la paroi externe très mince qui, à ce niveau, limite en dedans le sinus maxillaire.

Le 3^{e} cornet est de beaucoup le plus développé de tous les cornets ethmo-turbinaux; il est constitué par deux lames volumineuses possédant un même pied d'insertion d'allure très grêle, la lame supérieure se recroqueville sur elle-même et voit son extrémité libre se souder avec la muqueuse située plus près du pôle basal; il se forme ainsi une cavité limitée de toutes parts par une muqueuse doublée d'un squelette osseux.

Les autres cornets sont beaucoup moins développés.

Structure. — Tous les cornets naso-ethmoïdaux sont recouverts sur leur plus grande étendue par une muqueuse olfactive; toutefois, dans leur portion basale et plus particulièrement sur la face externe ou supéro-externe de celle-ci, ils sont revêtus par une muqueuse respiratoire. La transition entre les deux types d'épithélium est brutale. Ajoutons que nulle part les cornets ethmoïdaux ne présentent de revêtement malpighien. Le chorion loge de nombreuses glandes de Bowman serrées les unes contre les autres. Le système vasculaire est représenté en dehors du dispositif d'apport par un réseau capillaire sous-épithélial et par de nombreuses veinules disposées régulièrement dans la région moyenne et profonde du chorion, sur toute la surface des cornets. La disproportion très nette entre les artères et ce dispositif veineux nous montre qu'il s'agit là encore d'un dispositif vasculaire fonctionnel (M^{lle} Valette).

Chez le Rat et la Souris le revêtement est toujours de nature sensorielle; chez la Souris le squelette est creusé d'importantes cavités médullaires. Chez le Lapin on trouve en certains points un épithélium cylindrique cilié.

D. Formations accessoires des cavités nasales.

1° Le sinus maxillaire

Creusé dans le maxillaire supérieur, toujours de petite taille chez les Rongeurs, il est limité par une muqueuse peu épaisse. L'épithélium superficiel est cylindrique stratifié et présente une garniture ciliée. Le chorion renferme une couche continue d'acini séreux directement appliquée contre le périoste et séparée de l'épithélium par une couche de tissu conjonctif lâche. Il n'y a pas de capillaires intraépithéliaux ni de dispositifs vasculaires particuliers.

2° Le canal naso-lacrymal.

Il a été étudié à plusieurs reprises chez les Rongeurs en raison de ses dispositifs vasculaires.

Il est situé dans le maxillaire supérieur et l'intermaxillaire; parti depuis la cavité orbitaire il s'élargit ensuite considérablement et occupe une vaste loge osseuse en dedans de la racine de l'incisive : ce développement contraste d'ailleurs avec le faible volume relatif du sinus maxillaire.

Le canal naso-lacrymal débouche dans la partie antérieure de la région respiratoire, au niveau du méat inférieur.

Chez le Cobaye, il a une section à peu près circulaire; il est limité par un épithélium cylindrique stratifié avec quelques cellules muqueuses caliciformes. Il n'y a pas de garniture ciliée.

Le chorion, très épais, est formé par un tissu conjonctif très lâche, œdémateux, présentant souvent une infiltration lymphoplasmocytaire en surface ainsi que quelques nodules lymphoïdes.

L'ensemble de l'organe est caractérisé par un dispositif vasculaire complexe. Disons rapidement que les artères très nom-

breuses fournissent un réseau capillaire sous-épithélial, d'où partent de nombreuses anses capillaires intraépithéliales; ces anses capillaires sont particulièrement nombreuses, visibles même sans injections vasculaires; nous pensons que l'opinion de M^lle^ VALETTE, considérant ces formations comme « d'étroites papilles vasculo-conjonctives adélomorphes », est justifiée par le fait que l'on peut effectivement mettre toujours en évidence une mince gaine collagène autour des capillaires intraépithéliaux.

Ces capillaires chez le Cobaye forment de véritables pelotons glomérulaires, des enroulements en tire-bouchon chez le Lapin, des anses sinueuses chez le Rat (KOLMER).

La circulation de retour est assurée par de petites veinules qui aboutissent à un réseau veineux excessivement développé, formé chez le Cobaye par de grosses veines à paroi fortement musclée : il n'existe nulle part des fibres musculaires lisses dans le chorion.

Ce dispositif vasculaire fonctionnel par ses états de vaso-dilatation et de vaso-constriction permet l'écoulement de la sécrétion lacrymale. La longueur toute particulière du canal naso-lacrymal qui subit chez les Rongeurs les conséquences de l'allongement du massif facial rend obligatoire la présence d'un tel dispositif.

Nous nous sommes attachés particulièrement à l'observation du canal naso-lacrymal chez le Rat. Il se présente sous deux aspects histologiques bien différents :

— Dans la portion olfactive des fosses nasales, il est constitué par un épithélium polyédrique stratifié avec :

Une assise basale génératrice;

Deux assises polyédriques, l'assise superficielle étant formée par une rangée de cellules aux membranes particulièrement nettes, de forme le plus souvent aplatie; ces cellules, en certains points, deviennent globuleuses, font saillie dans la lumière du canal, puis finissent par y tomber. On peut noter, en outre, quelques papilles vasculo-conjonctives et quelques grosses veinules dans le chorion.

Cette structure se retrouve également chez la Souris (Fig. 15).

— Dans la portion respiratoire des fosses nasales, le canal

naso-lacrymal, après s'être élargi, prend une direction de moins en moins oblique et change de structure.

Il est constitué par un épithélium cylindrique à deux couches cellulaires et ne présente ni garniture ciliée, ni cellules caliciformes.

En certains point, l'épithélium retrouve sa structure initiale; ces îlots faits de cellules peu volumineuses, plus claires, et de forme tout à fait différente des éléments voisins donnent un aspect assez particulier à cette portion du canal. Il n'y a pas de formation vasculaire intraépithéliale à ce niveau.

Dans le chorion, il existe une couche de grosses veines musclées.

Nous avons été frappés, en outre, par la présence constante de petites granulations au niveau du pôle apical de la majorité des cellules cylindriques (Fig. 15); elles apparaissent sur des coupes non traitées, colorées en brun jaunâtre; leur nombre varie d'une cellule à l'autre. Par la réaction de GMELIN nous avons pu voir que ces granulations pigmentaires étaient formées par de la bilirubine. Celle-ci provient de phénomènes d'érythrolyse développés à partir des hématies que l'on trouve toujours dans la lumière du canal.

3° Le canal naso-pharyngien.

C'est un long canal dirigé d'avant en arrière et de haut en bas. Nous dirons simplement qu'il est tapissé dans sa portion nasale, située sous la région olfactive, par une muqueuse identique à celle de la région respiratoire; dans le chorion cheminent de grosses formations artérielles et veineuses.

Au niveau de la paroi inférieure on peut voir enfin de gros nodules lymphoïdes.

4° La glande de STENON.

C'est un volumineux amas glandulaire situé dans la paroi latérale des fosses nasales, contre l'épithélium superficiel et le squelette osseux de l'intermaxillaire et du maxillaire supérieur. Elle s'étend dans la région moyenne des fosses nasales mais se prolonge en avant au niveau de la base du cornet inférieur.

Elle est de structure acineuse et de nature séreuse; les segments intercalaires y sont nombreux et débouchent dans un canal collecteur qui s'ouvre lui-même dans la partie toute antérieure des fosses nasales.

Sa structure rappelle assez nettement celle des glandes salivaires.

CONCLUSIONS

Aux termes de cette étude sur les différentes portions des fosses nasales des Rongeurs, nous croyons devoir insister sur les points suivants :

Portion respiratoire.

Elle est classiquement recouverte par un épithélium cylindrique cilié à cellules caliciformes. On doit signaler en réalité que sur une forte portion de leur étendue, les cornets maxillo-turbinal et naso-turbinal sont recouverts par un épithélium malpighien ou par un épithélium cubique simple ou stratifié sans garniture ciliée. Cet épithélium malpighien se voit dans les régions antérieures des cornets; il forme, au niveau du cornet maxillo-turbinal le revêtement du dispositif vasculaire turgescent destiné au réchauffement de l'air. Il existe aussi bien chez l'adulte que chez l'embryon.

Organe vomero-nasal.

Nous avons tenu à préciser deux détails de structure relatifs à la muqueuse sensorielle et aux dispositifs vasculaires de cet organe.

1. La muqueuse sensorielle.

— Elle a toujours été comparée à celle de l'organe olfactif proprement dit et les deux structures étaient jugées identiques.

— Il semble que l'on puisse envisager une nouvelle interprétation, la muqueuse sensorielle de l'organe de Jacobson ayant davantage les caractères d'une formation embryonnaire que d'une muqueuse olfactive parfaitement différenciée. On peut trouver, en effet, toute une série de caractères communs à la paroi septale de l'organe de Jacobson et à la muqueuse olfactive embryonnaire.

— La distinction entre les cellules de soutien et les cellules

sensorielles est des plus accentuées; les noyaux des cellules de soutien conservent l'aspect très allongé et la grande taille observés chez l'embryon. Chez l'adulte cette différenciation morphologique s'atténuera de façon importante.

— La disposition lâche, non ordonnée des neurones olfactifs plus ou moins éloignés les uns des autres s'oppose au tassement régulier et proprement épithélial du neuro épithélium olfactif de l'adulte.

— Les capillaires intraépithéliaux sont toujours très nombreux, évidents et persistent pendant toute la vie. On sait que la plupart du temps la vascularisation intraépithéliale disparaît après la naissance et si certains auteurs ont décrit des capillaires encore perméables au niveau du neuro-épithélium olfactif chez l'adulte, il semble bien qu'il ne s'agisse là que de dispositions exceptionnelles, en quelque sorte vestigiales.

— L'assise basale fait défaut. les neuroblastes s'appuyant directement sur le chorion.

— Enfin, la muqueuse septale de l'organe de Jacobson ne présente pas de glandes de Bowman; cette structure rappelle celle de la muqueuse olfactive embryonnaire où nous avons vu que les glandes de Bowman et l'assise basale n'apparaissaient que tardivement, bien après l'individualisation des fibres nerveuses olfactives.

L'ensemble de ces caractères nous permet ainsi de différencier nettement l'épithélium sensoriel de l'organe de Jacobson de l'épithélium sensoriel de la portion olfactive des fosses nasales et de considérer sa structure comme étant de type embryonnaire. L'absence simultanée d'assise basale et de glandes de Bowman est un argument supplémentaire pour la signification que nous avons déjà attribuée à cette formation.

2. Le dispositif vasculaire.

L'organe de Jacobson des Rongeurs possède un dispositif fonctionnel très développé; on peut même dire que le degré de développement y est nettement plus élevé qu'au niveau de l'organe olfactif proprement dit.

Sa structure varie d'une espèce à l'autre, mais dans tous les cas il est constitué par d'importantes lacunes veineuses et par une musculature toujours très développée.

Nous insistons sur le fait qu'il existe en dehors de la musculature des tuniques vasculaires proprement dites, une musculature propre s'étendant entre le périoste d'une part et la capsule fibro-élastique de l'organe de JACOBSON d'autre part.

Le dispositif vasculaire autonome de l'organe vomero-nasal va non seulement intervenir dans le fonctionnement de l'épithélium sensoriel comme le dispositif veineux observé au niveau de l'épithélium olfactif de la cloison ou des cornets, mais aidé par la musculature lisse extravasculaire il provoquera les mouvements d'expansion ou de contraction de l'organe vomero-nasal.

3. Le canal naso-lacrymal.

Nous avons étudié sa structure chez le Rat et nous avons pu déceler au niveau de sa portion terminale des signes histologiques d'une importante érytrolyse développée à partir d'hématies mêlées à la sécrétion lacrymale. La présence de sang dans la lumière du canal n'est très certainement pas liée au traumatisme de l'autopsie : la mise en évidence de phénomènes de biligenèse nous montre qu'il s'agit là d'un phénomène existant pendant la vie de l'animal. D'autre part, la constance de cette observation et l'absence de phénomènes pathologiques associés témoignent de son caractère tout à fait physiologique.

CHAPITRE V

Histophysiologie des Fosses Nasales des Rongeurs

D'une manière générale, les fosses nasales sont deux conduits permettant le passage de l'air; à leur niveau celui-ci sera :

— modifié dans ses caractères physiques, grâce à la muqueuse de type respiratoire;

— analysé, par la mise en évidence de substances odorantes par la muqueuse de type sensoriel.

Tous ces phénomènes seront d'autant mieux exécutés que les surfaces de contact avec l'air seront plus étendues; le dispositif de cloisonnement représenté par les différents cornets répondra à cette condition.

Il existe deux grands types de muqueuses dans les fosses nasales; à chacun correspondra ainsi un rôle bien défini. Nous les envisagerons rapidement successivement.

Il semble cependant que le rôle des fosses nasales ne se limite pas à ces deux fonctions.

La muqueuse pituitaire présente des dépendances plus ou moins étroites avec le reste de l'organisme; elle est, on le sait, une zone réflexogène importante : son excitation peut entraîner des réflexes d'inhibition bulbaire, des réflexes respiratoires de plus ou moins grande importance, ou déclancher toujours par la même voie, les sécrétions gastriques (Pawlow). On sait éga-

lement que l'on peut chez la femme, par attouchement nasal, améliorer certaines dysménorrhées, provoquer des ovulations.

Nous nous attacherons, pour notre part, aux problèmes des rapports naso-génitaux, qui, chez les Rongeurs, apparaissent nombreux et complexes.

I

HISTOPHYSIOLOGIE DE LA MUQUEUSE RESPIRATOIRE

Son rôle est d'assurer avant tout le conditionnement de l'air inspiré. On trouvera d'ailleurs cette fonction tout au long des voies aériennes; elle ne sera que renforcée au niveau des fosses nasales grâce à l'existence de surfaces d'échanges très étendues présentant d'importantes formations vasculaires et glandulaires. Le conditionnement de l'air consiste en réchauffement, humidification et absorption des particules en suspension.

1. *Le réchauffement* de l'air sera assuré par le contact avec l'épithélium maintenu à une température constante grâce aux dispositifs vasculaires fonctionnels du chorion; système lacunaire à paroi musculaire, il pourra régler son débit en fonction de la température de l'air sans cesse variable.

2. *L'humidification* sera assurée par l'évaporation des sécrétions des glandes séreuses des différentes parois des fosses nasales et des glandes lacrymales.

Elle ne provient pas normalement de phénomènes d'exsudation ou de transsudation à partir des vaisseaux du chorion : Ingelstedt et Ivstam (1949) n'ont pas pu ainsi retrouver dans les sécrétions nasales de la fluorescéine injectée primitivement par voie endo-veineuse, sauf au cours de rhinites aiguës ou de rhume des foins. L'humidification sera d'autant plus importante que l'air sera plus chaud. Il convient de remarquer avec M^lle^ Valette, que ces phénomènes d'évaporation entraîneront des pertes caloriques; la mise en jeu des dispositifs vasculaires fonctionnels viendra les compenser. On conçoit ainsi le double rôle de ces formations; elles luttent contre le refroidissement de la muqueuse nasale dû non seulement à des phénomènes de conduction, de rayonnement mais aussi à l'évaporation des sécrétions nasales ou lacrymales.

Les sécrétions muqueuses protègeront l'épithélium contre la possibilité de dessèchement.

Le mucus nasal apparaît différent des autres sécrétions muqueuses; C. Buhrmester (1936) a pu noter que chez l'homme, sa teneur en carbone et en azote est plus faible; par contre, elle contient beaucoup de glucosamine.

Les sécrétions séreuses : Elles dépendent d'un certain nombre de facteurs régulateurs. Elles sont augmentées par l'excitation parasympathique (Chavanne, 1936) et diminuées par excitation sympathique (travaux exécutés chez le chien).

Des facteurs hormonaux interviennent également (Chavanne).

— Hormone testiculaire : après castration, parallèlement au phénomène d'atrophie que nous étudierons plus tard, on peut observer une diminution des phénomènes sécrétoires provoqués par l'injection de pilocarpine.

— Hormone thyroïdienne : la thyroxine a une action fréno-sécrétoire.

— Extraits hypophysaires : ils possèdent également une action frénatrice, moins nette cependant que celle de la thyroxine.

3. *L'arrêt des particules en suspension* est dû aux sécrétions muqueuses de surface et à la garniture ciliée : les cils vibratils présentent des mouvements oscillatoires que Lucas et Bouglas ont étudié chez le Rat (1934) et dont l'orientation du plan de vibration dépend de la portion des fosses nasales considérée.

Ils ont été observés également par Proetz et Pfingstein (1936) en culture, sur des fragments de muqueuse pituitaire de fœtus de Cobaye à terme.

Davies (1946) a étudié chez le Lapin, le pouvoir d'arrêt des fosses nasales vis-à-vis des particules, en connaissant au préalable leur taille, ainsi que le débit, la pression de l'air : il recueille l'air inspiré par sonde trachéale sur des lames de verre; celles-ci recueillent en plus ou moins grand nombre les particules de l'air et sont examinées au microscope.

Toutes les goutelettes supérieures à 7 μ sont arrêtées; en dessous de ce diamètre elles pénètrent presque toutes jusqu'au poumon; on retrouve cependant un nouveau blocage pour les très fines goutelettes correspondant à des molécules de poids

moléculaire aux environs de 500 qui sont arrêtées par des phénomènes de diffusion à travers la muqueuse.

Ce pouvoir de diffusion à travers l'épithélium, mieux, cette *possibilité d'absorption* à partir de la muqueuse pituitaire a d'ailleurs été étudié à plusieurs reprises.

J. M. Yoffey (1941), notamment, a cherché à le mesurer chez quelques animaux et en particulier chez le Lapin: après instillation nasale Yoffey recherche le corps à étudier au niveau du conduit lymphatique cervical.

Le T 1824 (isomère du bleu trypan), l'ovalbumine sont absorbés; de grosses molécules, comme celles de la sérum-albumine sont arrêtées. La muqueuse pituitaire apparaît ainsi comme une membrane dialysante pouvant laisser passer dans certaines conditions des protéines étrangères. Yoffey et Sullivan (1939) n'ont cependant pas pu provoquer de choc anaphylactique par instillation nasale de protéines chez des Cobayes sensibilisés; mais il semble que la perméabilité nasale che cet animal soit assez faible et pour notre part, nous n'avons observé chez lui que le passage de simples traces d'encre de Chine ou de bleu trypan dans les lymphatiques de la muqueuse pituitaire, non décelables par ailleurs dans les formations lymphatiques du cou même au bout d'une heure quinze d'expérience.

Les virus, eux, sont, en général, arrêtés; cependant, Yoffey et Sullivan chez le Lapin (1939) ont retrouvé le virus vaccinal dans le canal lymphatique cervical 7 à 12 heures après l'instillation nasale.

Pour d'autres virus, le passage à travers la muqueuse est probable, mais la fixation immédiate dans le système nerveux, ou le passage très rapide dans les lymphatiques expliquent que l'on ne puisse pas les déceler expérimentalement (poliomyélite).

Les bactéries, de taille encore plus importante, sont toujours arrêtées; cependant Schulz, Warren et Drinker (1938) ont retrouvé chez le Lapin, dans le canal lymphatique cervical une heure après l'instillation nasale, le pneumocoque de type III.

Nous ajouterons que la portion respiratoire de la muqueuse pituitaire, en contact étroit avec l'extérieur, présente d'assez nombreuses *atteintes pathologiques*; il n'est pas exceptionnel

d'observer chez les Rongeurs des lésions de rhinite aiguë avec infiltration cellulaire de nature inflammatoire dans le chorion ou dans l'épithélium.

L'oblitération des narines, réalisée par SEKI sur le Rat (1941) entraîne également de grosses lésions d'atrophie portant sur la totalité de la muqueuse; les histiocytes, mis en évidence par des injections intraveineuses de bleu trypan, trois jours avant la mort, voient leur nombre diminuer du côté oblitéré; ils augmenteront à la moindre atteinte infectieuse.

Enfin, certaines substances médicamenteuses peuvent léser également la muqueuse de SCHNEIDER; voulant confirmer la réalité de la rhinite vasomotrice médicamenteuse, R. E. RYAN (1947) a instillé quatre fois par jour chez le Lapin un mélange fait d'une solution aqueuse à 0,125 % de dl-désoxyéphédrine, d'une solution à 1,25 % de sulfathiazole et d'une autre à 1,25 % de sulfadiazine de soude. Il a utilisé également une solution d'hydrochlorure de 2-naphtylméthyl-imidazoline.

L'auteur a pu observer l'effet nocif de ces préparations « médicamenteuses », bien mis en évidence par des altérations épithéliales rapidement irréversibles suivies de desquamation avec substitution par un épithélium pavimenteux stratifié reposant sur un chorion scléreux.

II

HISTOPHYSIOLOGIE DE LA MUQUEUSE OLFACTIVE

L'épithélium olfactif est un épithélium sensoriel destiné à percevoir les substances odorantes en suspension dans l'air. Remarquons d'ailleurs que la zone olfactive des fosses nasales perçoit non seulement l'action spécifique des matières odorantes, mais également l'existence de substances irritantes.

Ajoutons, d'autre part, que l'air ne constitue pas le milieu de dispersion obligatoire : il suffit de rappeler le développement de l'appareil olfactif des Poissons.

Nous étudierons successivement :

— Les modalités de la mise en activité de l'épithélium olfactif;

— Le mécanisme de l'excitation olfactive;

— La transmission des influx nerveux «olfactifs»; nous verrons alors rapidement le rôle respectif des fibres du nerf olfactif et de celles du nerf trijumeau; nous dirons quelques mots sur les centres de l'olfaction en insistant plus particulièrement d'une part sur leurs rapports avec les centres diencéphaliques, et d'autre part sur les relations unissant neuro-épithélium olfactif et bulbe olfactif.

1° *Les conditions de l'excitation du neuro-épithélium olfactif.*

a) L'organe olfactif proprement dit.

Situé dans la région postérieure des fosses nasales, il est ainsi protégé contre de brusques variations de température de l'air, contre la deshydratation, et les particules organiques ou non contenues dans le milieu gazeux.

Sa situation ne va d'ailleurs pas lui permettre d'entrer continuellement en contact avec le milieu extérieur.

Dans la respiration normale, l'air n'atteint pas la région olfactive; chez l'homme on sait qu'une partie seulement y arrive grâce aux remous créés par les différents cornets. Chez les Rongeurs et chez le Cobaye notamment, l'air va se déplacer en dessous du prolongement antéro-supérieur de la glande médiane septale (Masera), gagner la fossette centro-turbinale et de là le canal naso-pharyngien; il n'atteindra pas ainsi la région olfactive dans la respiration normale. Au cours des mouvements d'inspiration forcée, par contre, ou par l'intermédiaire du reniflement, l'air pénètrera alors avec une vitesse suffisamment grande et atteindra la totalité des fosses nasales.

b) L'organe olfactif de Masera.

Il va, en quelque sorte, se substituer à l'organe olfactif proprement dit au cours de la respiration normale.

Dirigeant le courant gazeux directement vers l'orifice du canal naso-pharyngien, il sera ainsi continuellement en contact avec l'air; « avant-garde » du neuro-épithélium olfactif, toujours en activité, il permettra à l'animal de conserver sans cesse une impression olfactive de l'atmosphère environnante.

c) L'organe de Jacobson.

Situé dans la portion toute inférieure de la cloison, ouvert en avant par un étroit orifice, l'organe de Jacobson ne semble pas devoir pouvoir entrer en activité aisément.

Ce n'est que par l'intermédiaire de mouvements d'expansion ou de contraction, c'est-à-dire d'aspiration et de refoulement qu'il subiera l'action des substances odorantes. Ces mouvements d'expansion et de contraction avaient été déjà soupçonnés par Pianna (1880), Herzfeld (1889), Mihalkowics (1899).

Broman étudia également ces mouvements et admit que les Rongeurs (Cobaye, Rat, Souris) peuvent, grâce à une musculature spéciale, déplacer des corps graisseux situés dans le palais et obturer ainsi les conduits naso-palatins. Chez le Lapin, le Chien, le Mouton, Broman pensa que cette occlusion était obtenue par une pression de la langue.

L'organe de Jacobson pourrait ainsi se mettre en communication soit avec la cavité buccale, soit avec la cavité nasale. On doit remarquer toutefois que l'auteur n'apporte aucune preuve expérimentale à ces notions.

Hamlin (1929) a pu montrer sur le Rat qu'une injection vasculaire en dilatant les vaisseaux du dispositif nerveux fonctionnel entraînait un aplatissement de la lumière. Expérimentant sur des Lapins, et observant l'orifice de l'organe de Jacobson au microscope, il a pu noter l'émission d'une bulle de gaz ou d'une goutelette de liquide après injection d'adrénaline dans la veine jugulaire externe. Il pense ainsi que l'augmentation de la pression sanguine permet à l'organe de Jacobson de se contracter et de chasser par là son contenu.

On peut noter, en outre, que les deux organes de Jacobson ne sont pas obligatoirement synergiques : nous avons pu trouver, chez le même animal, un organe de Jacobson à lumière dilatée, l'autre étant, au contraire, collabée (Fig. 13), les différences étant liées à l'état de vaso-dilatation et de vaso-constriction de la grosse veine qui constitue l'essentiel du dispositif vasculaire autonome du Rat.

Il faut remarquer que la vaso-motricité n'est certainement pas l'unique facteur déterminant les différents mouvements de l'organe de Jacobson. Nous pouvons envisager ainsi leur mécanisme :

1. Le mouvement d'expansion auquel correspond une aspiration du contenu nasal, apparaît lié à la musculature extra-vasculaire de l'organe de Jacobson. Les nombreuses fibres musculaires lisses insérées en dedans sur la charpente fibro-élastique de l'organe et sur la capsule ostéo-cartilagineuse en

dehors, entraînent évidemment par leur contraction, non seulement un allongement de l'organe (fibres à direction longitudinale), mais aussi et surtout une brusque dilatation de la cavité épithéliale (fibres à direction transversale) : les vaisseaux, alors comprimés, chassent leur contenu; en même temps se produit l'expression de la sécrétion glandulaire dans la lumière.

2. Le mouvement inverse, ramenant en quelque sorte l'organe à sa position de repos est dû classiquement au brusque remplissage des dispositifs vasculaires; il faut cependant ne pas oublier le jeu de la charpente élastique distendue au cours du mouvement d'aspiration et qui tend ensuite à revenir à l'état de tension initiale. Il faut enfin signaler que tous ces mouvements ne sont rendus possibles que par l'existence d'une loge ostéo-cartilagineuse à parois résistantes et fixes.

Un tout autre problème est celui du contenu de l'organe vomero-nasal, c'est-à-dire du milieu utilisé pour la transmission des particules odorantes.

Seydel (1895) considérait que l'organe de Jacobson ne contenait que des sécrétions glandulaires, Mihalkowics (1899), Herzfeld (1889) affirmaient, au contraire, que son contenu était uniquement gazeux.

Broman (1920) reprenant longuement cette question a conclu que l'organe de Jacobson ne contenait que des sécrétions glandulaires. Son orifice étant situé dans la portion déclive des fosses nasales n'est, pour lui, jamais en contact avec l'air. L'organe vomero-nasal contient ses propres sécrétions ainsi que celles des glandes lacrymales et des différents dispositifs glandulaires des fosses nasales. Ces sécrétions se chargeant de plus en plus, au cours de leur trajet, de substances odorantes, l'organe de Jacobson pourra les déceler malgré la possibilité de leurs très faibles concentrations dans l'air.

En pressant avec le doigt l'organe de Jacobson chez le Cheval, la Vache, Broman n'a pu constater que l'émission de liquide séreux. En introduisant de l'encre de Chine dans les narines du Cobaye ou du Lapin, Broman a remarqué également que le colorant ne pénétrait pas à l'intérieur de l'organe, déjà rempli, pour lui, par des sécrétions liquides.

Broman considère qu'il existe d'autre part un rapport étroit

entre l'état de développement de l'organe de JACOBSON et celui des glandes nasales; cependant, lorsque celui-ci s'ouvre dans le canal naso-palatin (Bœuf), les glandes nasales remplacées en quelque sorte par les sécrétions buccales, subiront d'importants phénomènes de régression.

L'organe de JACOBSON n'est pas l'organe olfactif de l'air pour l'auteur; il est le vestige de l'organe olfactif des espèces aquatiques, plus ou moins atrophié au cours de l'adaptation à la vie terrestre.

Il faut remarquer que, dans les protocoles de ces expériences, BROMAN note à plusieurs reprises l'injection de l'organe vomero-nasal. D'autre part, en comprimant l'organe de JACOBSON du Rat, la tête étant entièrement immergée, HAMLIN a observé la sortie de bulles gazeuses au niveau de l'orifice de l'organe.

Nous tenons à noter également que la situation au point tout à fait déclive des fosses nasales de l'orifice de l'organe vomero-nasal n'est pas constante; elle n'est vraie chez le Lapin qu'au cours du développement embryonnaire; chez le Cobaye, l'orifice est situé chez l'adulte à 0,4 mm. du plancher des fosses nasales. Sur coupes histologiques enfin, la lumière de l'organe de JACOBSON apparaît toujours optiquement vide; ce n'est qu'au cours d'épitaxis prémortem importants que nous avons pu observer son remplissage d'ailleurs partiel.

Nous pensons que si les formations glandulaires séreuses annexes sont très nombreuses, c'est que l'organe de JACOBSON ne possède pas de glandes de BOWMAN. Ce sont elles qui vont assurer l'humidification de l'épithélium sensoriel et servir d'intermédiaire pour la dilution des particules odorantes apportées primitivement jusqu'à l'organe vomero-nasal dans un courant gazeux.

2° *Mécanisme de l'excitation de l'épithélium olfactif.*

Quel est le mécanisme intime de l'excitation des neurones olfactifs ? Il s'agit là d'un problème fort complexe, le problème au fond majeur de l'olfaction, qui ne saurait évidemment entrer dans le cadre de cette étude. Quelques idées essentielles méritent cependant d'être dégagées.

Les théories se proposant d'expliquer le mécanisme de l'excitation de l'épithélium olfactif se groupent en deux catégories.

Suivant les théories chimiques, les substances odorantes provoquent l'excitation en entrant en contact étroit avec les neurones dont on connaît par ailleurs l'extraordinaire sensibilité habituelle. Les substances odorantes doivent donc se dissoudre dans le protoplasme cellulaire ou plus exactement dans la partie distale de la cellule, c'est-à-dire dans les cils olfactifs; ceux-ci étant constituées essentiellement par des lipoïdes, les substances odorantes devront être solubles dans les graisses (Backmann).

Lorsque les cils atteignent la lumière des fosses nasales cette seule condition de solubilité apparaît suffisante; mais le plus souvent les cils sont de courte longueur et sont recouverts par une épaisse couche de mucus : il est alors indispensable que les substances odorantes soient également solubles dans l'eau (Backmann).

Il semble cependant que ce facteur de solubilité n'explique pas entièrement le mécanisme de l'olfaction où d'autres propriétés physiques interviennent très certainement; (Gavaudan, 1948) le seuil d'activité thermo-dynamique (Rapports entre la pression partielle de la substance odorante et de la pression saturante) en est un exemple.

Suivant les théories physiques, il n'y a pas de combinaison entre récepteur et substance active; celles-ci vont agir suivant un mécanisme d'ailleurs diversement interprété. Une des dernières théories proposées (Beck et Miles, 1947) admet que les substances odorantes agissent par absorption sélective des radiations thermiques émisent par les neurones olfactifs eux-mêmes; les longueurs d'onde étant de 8 à 12 μ, correspondent aux dimensions des cellules sensorielles. Les substances odorantes absorbant sélectivement ces rayonnements qui correspondent au domaine spectral de l'infra-rouge, absorberont en même temps une partie de l'énergie émise par les neurones, provoquant leur refroidissement. C'est ce dernier phénomène qui serait à l'origine de l'excitation neuronique.

Remarquons que cette théorie n'est basée que sur des expériences ayant porté uniquement sur des Blattes et des Abeilles et qu'elle rend mal compte du rôle des sécrétions des cellules épithéliales épendytiques et des glandes de Bowman spécifi-

ques en quelque sorte de l'organe olfactif, bien différentes en tous cas des sécrétions muqueuses de protection.

Quelle que soit la théorie admise, il reste à discuter le problème de la discrimination des différentes odeurs; par quel mécanisme les distingue-t-on ? Y a-t-il un support histophysiologique au pouvoir de discrimination olfactif ?

Certes, il est tentant de vouloir grouper les neurones olfactifs en catégories correspondant à celles qu'HENNING a proposées pour les différentes odeurs, chaque catégorie cellulaire étant spécialisée dans la perception d'une odeur propre ou d'un groupe fondamental d'odeurs; l'absence de récepteur d'un type particulier pouvant expliquer les anosmies partielles (GUILLOT, 1948), la mise en jeu simultanée de mêmes dispositifs sensoriels expliquant certaines correspondances subjectives entre des substances d'odeurs apparemment différentes (LE MAGNEN, 1948). Il ne s'agit en réalité que d'hypothèses.

Peut-on d'ailleurs trouver des différences morphologiques parallèles à ces différences fonctionnelles ? Certes, on connaît l'existence chez les Poissons de différents types neuroniques; chez les Rongeurs, chez l'Homme, on peut noter des différences importantes de dimensions entre les neurones, entre les cils olfactifs; mais, en réalité, ces différences ne sont guère interprétables pour le moment tout au moins. D'ailleurs, si ces différences morphologiques existent, ne sont-elles pas en dessous de l'échelle microscopique ? Si l'on admet, en effet, que c'est l'ensemble de la structure moléculaire qui intervient dans le mécanisme de l'excitation olfactive, les différences morphologiques portent alors sur les infra-structures protoplasmiques neuroniques où l'on assisterait au même titre que pour les antibiotiques, les antivitamines (GUILLOT) à des phénomènes de substitution, les substances odorantes prenant la place de molécules organiques de configuration spaciale identique ou très sensiblement voisine.

Il reste enfin à signaler deux points particuliers :

— Tout d'abord, il convient de ne pas oublier dans le mécanisme de l'excitation olfactive le rôle des dispositifs vasculaires de la muqueuse olfactive; en évitant les phénomènes de refroidissement, en maintenant constante la température, ils assurent le maintien de l'excitabilité neuronique.

— Enfin, il faut savoir que la sensibilité des neurones olfactifs, bien que très élevée en général, peut diminuer considérablement au cours de phénomènes de fatigue.

Winslow et Greenberg (1918) ont pu le montrer de la façon suivante chez le Cobaye : ils ont fait vivre plusieurs lots de jeunes animaux dans une atmosphère contenant des gaz putrides en suspension et ont pu noter au début de l'expérience un net retard de croissance suivi, cependant, au bout de quelques jours d'un retour à la normale. Le caractère passager de ce phénomène témoignant de l'absence secondaire de perception semble traduire un état de fatigue ou tout au moins d'accoutumance du neuro-épithélium olfactif.

3° *Transmission de l'excitation.*

1. *Les fibres olfactives.*

Classiquement, l'excitation apparue au niveau des cellules sensorielles va cheminer le long des fibres olfactives et gagner par là le bulbe olfactif.

Cependant il ne semble pas que ce soit l'unique voie empruntée par l'influx nerveux olfactif. On sait, en effet, que le trijumeau envoie de nombreuses terminaisons dans le neuro-épithélium olfactif; n'ont-elles pas en dehors de leur rôle sensitif habituel un rôle également sensoriel ?

Dès 1824, Magendie signalait la possibilité pour le chien dont on avait sectionné les nerfs olfactifs de percevoir des substances comme l'acide acétique, l'ammoniaque, le tabac et même l'huile de lavande.

Schiff (1859) montra que malgré la section des nerfs olfactifs de jeunes chiens perçoivent encore les odeurs de l'ammoniaque, de l'éther, de l'acide acétique.

Fröhlich, dès 1851, chercha à séparer le rôle du nerf olfactif destiné pour lui à la perception des odeurs vraies de celui des fibres trigéminales utilisées pour la perception des substances irritantes.

Allen reprit cette question en 1937, étudiant chez le Chien, par réflexes conditionnés, les réponses à des substances odorantes après section des nerfs maxillaires supérieur et nasociliaire, ou des bulbes olfactifs; or, il nota qu'après section des fibres olfactives, les chiens étaient capables de percevoir cer-

taines odeurs comme celles de l'eucalyptus, du camphre, de l'acide butyrique, de la pyridine, etc... Les substances étaient employées à des doses et pendant des temps suffisamment faibles pour que les 9e et 10e paires craniennes ne fussent pas influencées.

Remarquons, toutefois, qu'il n'existe pas à notre connaissance de recherches semblables effectuées chez les Rongeurs; nous avons cependant cité ce travail en raison de son importance : il constitue un argument de valeur permettant d'attribuer au trijumeau un certain rôle dans l'olfaction.

On doit d'ailleurs ajouter que les fibres trigéminales auxquelles on avait attribué un rôle dans la trophicité de la muqueuse pituitaire, ne semblent pas devoir remplir cette fonction.

On a pu montrer, en effet, chez le Chien, que la section du nerf maxillaire supérieur (Chavanne), du ganglion sphénopalatin (Chavanne, Moulonguet et Collin, Lugli), ou les deux interventions combinées n'entraînaient aucune altération de la muqueuse nasale.

Nagahara (1940) a pu montrer également que chez la Souris, la section du rameau ethmoïdal antérieur du trijumeau ne modifiait en rien les processus de dégénérescence et de régénération du neuro-épithélium olfactif observés après la destruction des bulbes olfactifs.

2. *Les centres de l'olfaction.*

Les fibres olfactives vont être en relation avec des centres corticaux ou sous-corticaux, dont la complexité est bien connue et qui sont particulièrement bien développés chez les Rongeurs ainsi que chez tous les animaux macrosmatiques. Il n'entre évidemment pas dans le cadre de ce travail d'aborder l'étude de l'allocortex olfactif. Nous citerons simplement quelques travaux récents ayant pu apporter de nouvelles précisions sur leur structure et leur rôle. On sait que les fibres nerveuses issues du neuro-épithélium se terminent dans le bulbe olfactif au niveau des glomérules, constitués par les terminaisons axoniques des fibres olfactives et par les prolongements dendritiques des cellules mitrales. Weber a repris assez récemment (1944) leur étude et a pu noter tout particulièrement le nombre beaucoup plus important des neurites olfactifs par rapport aux ramifications dendritiques; c'est là, pour l'auteur, une dis-

position anatomique en rapport avec la sommation des excitations parties de la muqueuse nasale.

Les bulbes olfactifs que CAJAL appelle centres olfactifs primaires, se continuent en arrière par les tractus olfactifs, constitués par trois racines : supérieure, inférieure et interne, elles-mêmes en relation avec les différentes formations rhinencéphaliques. L'existence de ces centres de l'olfaction a été prouvée par plusieurs arguments.

— *Arguments histologiques :* Ce sont les études classiques morphologiques, notamment celles de CAJAL sur la Souris, le Lapin, le Cobaye, exécutées spécialement par la méthode de GOLGI. Les méthodes neuro-fibrillaires appliquées à des préparations avec dégénérescence wallerienne, ont permis à LE GROS-CLARK et MEYER (1946) de déceler au niveau des bulbes olfactifs du Lapin les rapports les unissant l'un avec l'autre ainsi qu'avec le cortex prépiriforme, la couche plexiforme du cortex piriforme, le noyau du tractus latéral olfactif, la portion centrale et inférieure du noyau amygdaloïde, et le tubercule olfactif.

— *Arguments électrophysiologiques :* L'excitation du neuro-épithélium olfactif (HASAMA, 1934) fait apparaître chez le Lapin des courants d'action au niveau du bulbe olfactif, du tractus olfactif et du lobe piriforme.

Notons d'ailleurs que les résultats des études électrophysiologiques ne concordent pas toujours avec les observations histologiques : c'est ainsi que Rose et Woolsey (1934) n'ont pas pu observer de réponse au niveau du tubercule olfactif chez le Chat à l'excitation électrique du bulbe.

— *Arguments expérimentaux :* Ils se basent sur les conséquences des destructions des centres olfactifs sur le comportement de l'animal, étudié par réflexes conditionnés.

SWANN (1934-1935) a pu montrer ainsi que le comportement du Rat, basé sur l'olfaction, n'était pas influencé par la destruction du complexe de l'hippocampe, des lobes piriformes, du noyau amygdalien, des fibres olfactives en association avec le corps calleux ; l'auteur a pu détruire également jusqu'à 85 % du cortex sans observer pour cela de modification du comportement des animaux. L'olfaction, ainsi, ne semble pas posséder de centres corticaux ou sous-corticaux bien localisés, les diffé-

rents centres olfactifs sont équipotentiels et l'auteur remarque que ce résultat est en harmonie avec la clinique qui a pu constater le manque de précision dans les localisations de l'aire olfactive.

Deux points vont enfin nous retenir plus particulièrement :

— Les rapports des centres olfactifs cérébraux avec le diencéphale;

— Les rapports entre le neuro-épithélium olfactif et le bulbe olfactif.

1. Rapports entre les centres olfactifs et les formations végétatives diencéphaliques.

Ils ont été très souvent étudiés, notamment chez les Rongeurs où l'on connaît le grand développement des centres rhinencéphaliques.

On peut déduire de la revue générale de Roussy et Mosinger sur le diencéphale, que les relations olfacto-végétatives sont nombreuses et intéressent essentiellement l'hypothalamus, le subthalamus et l'épithalamus.

1° *L'hypothalamus* reçoit de nombreuses fibres d'origine rhinencéphalique; celle-ci proviennent :

— Du faisceau olfactif basal dont les fibres proviennent elles-mêmes du bulbe olfactif ou de formations olfactives secondaires ou tertiaires;

— Du trigone;

— De la strie terminale contenant elle-même des fibres issues du noyau amygdalien et du lobe piriforme;

— Du système du pédoncule inféro-interne du thalamus contenant en particulier des fibres de même origine que la strie terminale;

— Du système de la capsule interne, au niveau de laquelle on trouve des fibres venant du bulbe olfactif, du tubercule olfactif et du lobe piriforme;

— De fibres descendantes provenant directement du bulbe olfactif.

2° *Les corps mamillaires* qui font partie de l'hypothalamus constituent de véritables formations olfacto-végétatives.

Ils reçoivent essentiellement les radiations olfactives profondes, des fibres du pilier antérieur du trigone, de la strie terminale, du bulbe olfactif.

3° *Le subthalamus* est en rapport avec les radiations olfactives profondes et le trigone.

4° *L'épithalamus* reçoit de nombreux faisceaux afférents et notamment le faisceau tuberculo-épithalamique et le faisceau amygdalo-épithalamique.

Il existe ainsi de nombreux rapports entre diencéphale et centres olfactifs, par conséquent entre neuro-épithélium et centres diencéphaliques. On conçoit dès lors la possibilité de réflexes olfactifs végétatifs; l'hypothalamus contenant d'autre part les centres excito-sécrétoires de l'hypophyse, on peut admettre que certains réflexes se traduiront par une modification fonctionnelle de celle-ci.

2. Rapports entre neuro-épithélium olfactif et bulbe olfactif. Le bulbe olfactif est en rapport direct avec le neuro-épithélium grâce aux fibres du nerf olfactif. Les rapports qui les unissent sont de deux ordres.

1° Rapports épithélio-bulbaires.

Ils sont particulièrement intéressants à étudier chez l'embryon. On sait, en effet, que le développement du bulbe olfactif est lié à la présence des fibres olfactives qui provoquent son apparition par phénomène d'induction.

Burr, en 1930, a pu montrer ainsi, chez *Amblyostoma punctatum*, que les fibres nerveuses provenant de placodes olfactives greffées dans différents territoires entraînaient, dans la région du névraxe auquel elles aboutissaient, des phénomènes d'hyperplasie, réalisant en quelque sorte des ébauches bulbaires.

2° Rapports bulbo-épithéliaux.

Chez l'adulte les lésions bulbaires vont provoquer des altérations dégénératives, mais passagères du neuro-épithélium olfactif; elles vont ainsi mettre en évidence le pouvoir de régénération des neuroblastes olfactifs.

Hoffman (1865) découvrit que la section des bulbes olfactifs chez le Cobaye entraînait une dégénérescence du neuro-

épithélium olfactif, intéressant, pour lui, tous les composants cellulaires.

Baginski (1894) retrouva chez le jeune Cobaye une atrophie de l'épithélium sensoriel et du chorion, d'autant plus accentuée que la mort de l'animal était plus tardive.

Lustig (1924), toujours chez le Cobaye, sacrifia les animaux 45 jours après la destruction de un ou deux bulbes olfactifs et constata une dégénérescence des cellules épithéliales de soutien, des cellules basales et des cellules sensorielles.

Takata (1929), opérant sur des Rats blancs, les sacrifia du 3e au 119e jour. Il n'observa aucun phénomène régénératif: l'épithélium olfactif dégénéré était simplement remplacé par un épithélium de type respiratoire: en profondeur les glandes de Bowman prenaient progressivement les caractères des glandes séreuses. Pour Takata c'est la lésion concommitante du rameau ethmoïdal du trijumeau qui est responsable de la dégénérescence du neuro-épithélium; pour lui, aucun de ses éléments cellulaires n'est capable de régénération.

Nagahara (1940) a fait sur ce sujet un très gros travail, pratiquant des destructions unilatérales de bulbes olfactifs de Souris.

Nous résumons ses résultats :

1. La dégénérescence des cellules sensorielles apparaît dès le lendemain de l'intervention: au 3e jour, la moitié des cellules sensorielles a disparu; le neuro-épithélium olfactif s'est ainsi considérablement aminci (Fig. 17) ; les fibres olfactives dégénérées disparaissent entièrement.

2. Les phénomènes de régénération commencent aussitôt et se terminent le 90e jour : la muqueuse a repris alors son aspect normal.

3. Ces phénomènes se caractérisent par la présence de nombreuses mitoses, apparues au niveau des neurones les plus profonds que Nagahara considère comme des éléments normalement quiescents. Nagahara, d'ailleurs, leur reconnaît une taille plus volumineuse qu'aux cellules sensorielles superficielles.

4. Les cellules basales et les cellules de soutien ne sont pas

intéressées par le phénomène dégénératif ; les modifications des glandes de Bowman sont minimes et éphémères.

5. L'épithélium sensoriel de l'organe de Jacobson subit les mêmes phénomènes mais la régénération y est beaucoup plus lente.

6. La section simultanée du rameau ethmoïdal du trijumeau n'ajoute rien ; la destruction définitive du bulbe n'empêche nullement la régénération du neuro-épithélium olfactif.

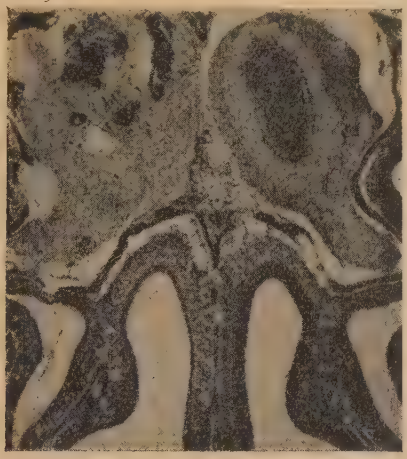

Fig. 17. — **Fosses nasales de Souris 3 jours après la destruction du bulbe olfactif** (d'après Nagahara).
Atrophie de la muqueuse olfactive bien mise en évidence grâce à l'unilatéralité de l'intervention.

Nous avons été amenés, pour notre part, à pratiquer des sections bilatérales des bulbes olfactifs chez le Cobaye, mais dans un autre but de recherche. Nous signalerons simplement que nous avons pu constater :

— La présence de phénomènes dégénératifs au niveau du neuro-épithélium olfactif et de l'épithélium sensoriel de l'organe de Jacobson, n'intéressant que les neurones olfactifs et entraînant une nette diminution de l'épaisseur de l'épithélium ;

— L'existence de phénomènes de régénération se traduisant par d'assez nombreuses mitoses visibles uniquement au niveau des couches neuroniques les plus profondes. Au niveau de

l'organe de JACOBSON, la régénération est beaucoup plus lente, les mitoses sont exceptionnelles et l'épithélium sensoriel conserve encore un aspect tout à fait pathologique même 37 jours après l'intervention. Nos résultats confirment ainsi entièrement les imporants travaux de NAGAHARA.

Toutes ces expériences mettent en évidence deux faits importants :

— L'existence de dégénérescence rétrograde pour les fibres olfactives;

— La possibilité d'une neurogenèse post-embryonnaire.

La possibilité de régénération du neuro-épithélium olfactif a été mise en évidence également par SCHULTZ (1941) chez le Singe. L'auteur, après avoir détruit toute la muqueuse nasale par des instillations de solution de sulfate de zinc à 1 %, a pu noter l'apparition au bout de deux semaines de cellules de morphologie voisine de celle des neurones olfactifs, possédant secondairement des prolongements axoniques particulièrement bien visibles. SCHULTZ n'a pu toutefois préciser le point de départ exact de cette régénération.

III

FOSSES NASALES ET SEXUALITE

Nous avons envisagé jusqu'ici les fonctions spécifiques de la muqueuse respiratoire et de la muqueuse olfactive. Nous allons chercher maintenant si ces deux entités histologiques n'entrent pas en rapport également avec le reste de l'organisme et plus particulièrement avec les différentes fonctions de la sexualité.

Nous étudierons d'abord les différentes preuves de ces relations, ensuite leur nature.

I. PREUVES DES RAPPORTS NASO-GENITAUX

Elles sont fort nombreuses et nous ne saurions les examiner toutes. Elles sont tirées d'arguments physiologiques et histologiques.

Arguments physiologiques.

Nous en citerons quelques-uns seulement, car ils n'intéressent pas directement les Rongeurs.

On connaît depuis longtemps le rôle de l'olfaction dans le

rapprochement sexuel et plus spécialement chez les animaux macrosmatiques; on sait que l'on a pu également le mettre en évidence chez les Invertébrés.

Chez la femme on sait, par ailleurs, que l'acuité olfactive augmente juste avant et pendant les règles. Par contre, la sensibilité pour un corps à odeur musquée, comme l'exaltolide, est faible au moment de la menstruation; elle augmente ensuite progressivement et atteint son maximum 7 à 9 jours avant la menstruation suivante (Le Magnen, 1948).

Certaines odeurs ne sont, de plus, sensibles qu'à un seul sexe. L'exaltolide n'est pas perçu ainsi par l'homme ou les impubères des deux sexes; seules les femmes y sont sensibles.

La sensibilité vis-à-vis de certaines substances dépend ainsi, très probablement, de facteurs hormonaux; d'ailleurs, Le Magnen a pu montrer que les seuils olfactifs pour les odeurs urinoïdes ou musquées étaient très augmentés par l'injection de testostérone à l'homme et diminuées, par contre, par l'injection de benzoate d'œstradiol.

Arguments histologiques.

Ils sont avant tout constitués par les importantes modifications observées après castration. Elles ont été observées à plusieurs reprises et notamment par Champy, Kritch, Calvet, Barghesan, Pighini et Porta. Elles ont été étudiées non seulement chez les Rongeurs mais aussi chez le Bœuf, le Mouton.

D'une manière générale, la castration entraîne une atrophie de la muqueuse respiratoire, plus marquée chez le mâle que chez la femelle, portant essentiellement sur les formations glandulaires séreuses. Les formations vasculaires restent inchangées mais sont moins dilatées. La régression est très nette au niveau du cornet naso-turbinal où l'on peut noter, en outre, une raréfacion du squelette osseux.

Nous avons, pour notre part, observé chez le Cobaye les transformations de la muqueuse nasale quatre à six mois après la castration post-pubérale.

Les altérations portent sur la muqueuse respiratoire et la muqueuse olfactive.

Au niveau de la muqueuse respiratoire (Fig. 18).

Le chorion est le siège de phénomènes régressifs. On décèle tout d'abord une importante fibrose collagène; celle-ci est parti-

culièrement nette dans les zones superficielles et périvasculaires et plus ou moins importante suivant la région considérée. Les glandes acineuses séreuses sont très modifiées; les acini deviennent atrophiques, petits et perdent, pour la plupart, la

Fig. 18. — **Rapports nasogénitaux.**

En haut : Partie moyenne de la cloison.
à gauche : Cobaye entier.
à droite : Cobaye mâle castré.
atrophie des formations glandulaires du chorion et de l'épithélium; sclérose du chorion.
En bas : glandes de Bowman (mucicarmin).
à gauche : Cobaye mâle entier; réaction positive.
à gauche : Cobaye mâle castré : réaction négative.
à droite : Cobaye mâle impubère : réaction positive.

majorité des granulations fuchsinophiles qui occupent normalement le pôle apical des cellules; les segments intercalaires sont peu touchés. Dans l'ensemble, les formations glandulaires séreuses occupent un espace beaucoup moins étendu que chez l'animal entier, ceci aussi bien au niveau de la cloison que des cornets maxillo-turbinal et naso-turbinal.

Au niveau de l'os, on peut noter une densification de la matière amorphe, une légère raréfaction ostéoblastique ainsi qu'une sclérose périostique.

L'épithélium superficiel est également modifié. On note tout d'abord une nette diminution des éléments caliciformes et des invaginaions glandulaires muqueuses intra-épithéliales. On peut voir sur la photographie n° 18 cette atrophie au niveau de la portion moyenne de la cloison, c'est-à-dire dans une région particulièrement sensible. Il n'y a cependant pas disparition totale des éléments muqueux épithéliaux.

Remarquons qu'il est essentiel de ne pratiquer ces observations que sur coupes sériées, en tenant compte de l'extrême polymorphisme de ces structures.

Nous avons observé, d'autre part, un plissement de l'épithélium superficiel très marqué dans la partie moyenne de la cloison, ainsi que sur la voûte ou sur la paroi externe des fosses nasales. L'atrophie des formations glandulaires intraépithéliales et l'atrophie du chorion entraînent, en des points très rapprochés les uns des autres, la rétraction de l'épithélium superficiel et conditionne la formation de plis réguliers et sériés; ce plissement, développé à partir d'un épithélium sans activité sécrétoire, à cellules avec protoplasme sombre est bien différent de l'irrégularité de surface créée chez l'individu entier, par les invaginations glanduliformes bordées de grosses cellules muqueuses.

Au niveau de la muqueuse olfactive.

Les modifications sont beaucoup moins sensibles. Le neuro-épithélium conserve sa tructure habituelle; dans le chorion, toutefois, on peut observer une légère diminution de volume des glandes de Bowman correspondant à une importante diminution d'activité sécrétoire; par le mucicarmin nous avons pu objectiver cette modification fonctionnelle et démontrer

l'absence presque totale de mucus dans les cellules et les canalicules excréteurs après castration (Fig. 18).

Ajoutons que les modifications de l'organe de Jacobson ne sont pas du tout spécifiques; nous n'avons pu noter, comme pour la muqueuse respiratoire, qu'une atrophie très sensible des formations glandulaires acineuses séreuses.

2. Nature des rapports naso-genitaux

Nous envisagerons successivement l'influence du système génital sur les fosses nasales, puis, inversement celle des fosses nasales sur la sexualité.

1. *Influence du système génital sur les fosses nasales des Rongeurs.*

A. Nous avons vu que la castration entraîne une atrophie très sensible non seulement de la muqueuse respiratoire, mais aussi des formations glandulaires de la muqueuse olfactive. Ces modifications très nettes chez le Cobaye mâle sont retrouvées également, mais à un degré moindre, chez la femelle.

Les hormones sexuelles apparaissent ainsi nécessaires, chez l'adulte, au *maintien* de la structure normale de la muqueuse respiratoire et des glandes de la muqueuse olfactive.

B. Elles vont également en diriger, tout au moins partiellement, le *développement.*

La muqueuse respiratoire du nouveau-né et de l'impubère sont ,en effet, différentes de la muqueuse de l'adulte. Si les formations vasculairs nous sont apparues d'emblée normales, nous avons pu remarquer que les formations épithéliales et glandulaires n'atteignent leur état de complet développement qu'après la puberté.

Chez le Cobaye nouveau-né et le Cobaye mâle impubère, l'épithélium respiratoire ne manifeste qu'une activité sécrétoire réduite; les cellules caliciformes sont très rares, les formations glandulaires intraépithéliales ne sont pas encore formées; la surface de l'épithélium est ainsi régulière et ne possède pas les invaginations glanduliformes que l'on rencontre chez l'adulte notamment au niveau de la portion moyenne de la cloison ou au niveau de la voûte. Notons qu'il n'existe nulle part le plissement caractéristique créé par la castration.

D'autre part, les formations glandulaires du chorion chez le Cobaye impubère ne possèdent pas la structure acineuse de l'adulte; elles sont représentées par des tubes très contournés, tassés les uns contre les autres, sans lumière centrale visible, constitués par de petites cellules prismatiques, à protoplasme foncé, homogène et dont le noyau occupe toujours une position centrale, jamais excentrique. Les segments excréteurs, par contre, apparaissent de structure normale. Cet aspect traduit manifestement une absence d'activité des formations glandulaires; nous l'avons retrouvée au niveau de la cloison, des cornets ainsi qu'au niveau de la glande latérale de STÉNON. Ajoutons que si l'on castre les animaux dans ce stade prépubertaire, on observe beaucoup plus un arrêt de développement que des phénomènes atrophiques (CHAMPY).

L'influence des hormones sexuelles sur le développement de la muqueuse olfactive est moins évidente. Dès la naissance, la structure du neuro-épithélium olfactif et des glandes de BOWMAN apparaît, en effet, identique à celle de l'adulte; il n'y a pas de neuronogenèse post-fœtale et l'ensemble des glandes BOWMAN est constitué dès la naissance; l'activité fonctionnelle de celles-ci existe bien avant la puberté ainsi que le démontre la présence de mucus à leur niveau (Fig. 18).

Les hormones sexuelles testiculaires post-pubertaires ne dirigent donc pas le développement et la mise en jeu du neuro-épithélium olfactif; elles sont, par contre, un des facteurs de trophicité des glandes de BOWMAN.

C. Y a-t-il, d'autre part, des modifications de la muqueuse nasale, parallèles au cycle œstral ?

WIRABOFF (1934) examinant la muqueuse nasale de Rates et de Souris aux différents stades du cycles œstral, n'a pu constater aucune modification vraiment nette; il observa seulement chez certains Rats une congestion vasculaire avec infiltration leucocytaire mais ne put leur donner une signification précise.

D. L'injection, par contre, d'hormone folliculaire est capable de modifier sensiblement la muqueuse nasale.

PIGHINI et PORTA, en 1934, ont pu corriger les effets de la castration par des injections de *liquor folliculi*.

Mortimer, Wright et Collip (1936) ont étudié également l'influence de l'œstrone et de l'œstriol sur la muqueuse pituitaire du Singe; ils ont observé macroscopiquement un gonflement avec rougissement de celle-ci correspondant à une vasodilatation avec œdème du chorion. Ils n'ont, en outre, observé aucune influence de l'hormone gonadotrope.

II. *Influence des fosses nasales sur la sexualité*

Nous envisagerons successivement l'influence des fosses nasales sur le comportement sexuel, sur la gamétogenèse et le développement des gonades.

1° *Comportement sexuel*

Les facteurs qui dirigent le rapprochement sexuel sont, en dehors de l'instinct sexuel, de nature sensorielle ou psychique. On sait l'importance toute particulière du facteur visuel chez les Oiseaux où la castration du Coq, comme l'a montré Champy, n'entraîne pas de modification des cornets. Le facteur visuel intervient également chez les Tritons où Champy a pu montrer l'existence de modifications de l'œil et de sa sensibilité en rapport avec l'apparition de caractères sexuels visibles.

Chez les animaux macrosmatiques, au contraire, c'est l'excitation olfactive qui dirige le rapprochement sexuel.

Nous avons sectionné les bulbes olfactifs de 6 Cobayes mâles adultes (pesant de 650 à 720 grammes) ; nous avons pour cela pratiqué un volet osseux dans les os frontaux et détruit les formations nerveuses au thermocautère, sous anesthésie à l'éther.

Les animaux mis en présence de femelles n'ont manifesté aucune excitation génitale, l'inappétence sexuelle étant absolument totale, même au bout d'une demi-heure. Il convient de remarquer qu'il est utile de tenir compte dans ces expériences de la phase du cycle œstral des femelles qui détermine l'état d'activité des glandes odorantes anales. Champy et Kritch (1929) ont pu montrer que la castration entraîne chez le Cobaye une régression très importante de ces formations, d'ailleurs aussi marquée dans les deux sexes. La suppression de leur

activité chez les femelles castrées, entraîne chez les mâles une indifférence totale vis-à-vis de celles-ci.

Il était intéressant de rechercher si l'organe de JACOBSON ne représentait pas l'organe sensoriel destiné plus particulièrement à percevoir les odeurs génitales.

On sait que la physiologie de l'organe de JACOBSON reste encore inconnue.

JACOBSON, lui-même, ne lui reconnaissait qu'une fonction glandulaire.

CUVIER pensait qu'il servait à reconnaître les substances alimentaires nocives.

KOLLIKER admit qu'il sert à renseigner l'animal sur ses propres sécrétions.

Pour de nombreux auteurs, ce n'est qu'un organe olfactif accessoire, complémentaire en quelque sorte du neuro-épithélium olfactif proprement dit (PIANNA, KLEIN, BROMAN).

Certains auteurs, par contre, ont cherché à lui attribuer une fonction propre, l'organe de JACOBSON étant destiné à la perception des odeurs génitales.

GRATIOLET, le premier, soutint cette hypothèse.

MIHALKOWICS (1899) admit également cette idée: MILSTEIN (1929) considérant les importantes connexions unissant récepteurs olfactifs et centres sous-corticaux conclut que l'excitation perçue par l'organe vomero-nasal devait être transmise aux centres sous-corticaux de la vie sexuelle.

Recherches personnelles.

Nous avons pensé que la destruction de l'organe de JACOBSON pourrait apporter certains arguments à cette question.

Un seul auteur semble avoir pratiqué cette intervention; MIHALKOWICS (1898) a détruit l'organe de JACOBSON chez le Chat et le Lapin, par application de fer rouge au niveau de l'orifice buccal du canal de STENSON; il a ainsi détruit le canal et plus ou moins l'organe de JACOBSON situé juste au-dessus. Il n'a pas constaté de modification dans le comportement en général de l'animal et l'auteur n'apporta aucun document sur sa fonction dans le rapprochement sexuel.

Nous n'avons pas utilisé, pour notre part, la même technique d'intervention. L'opération de MIHALKOWICS est plus ou moins

aveugle, difficilement réalisable chez le Cobaye où l'ouverture de la cavité buccale est faible; d'ailleurs la destruction du canal de STENSON ne peut guère modifier la physiologie de l'organe de JACOBSON qui s'ouvre, on le sait, chez le Cobaye, très en avant de lui. Situé, d'autre part, dans la portion déclive de la cloison, toute intervention endonasale, utilisant les narines comme voie d'abord est d'emblée irréalisable. Dans ces conditions, nous avons décidé de détruire l'organe de JACOBSON de la façon suivante :

Après incision médiane des plans superficiels et trépanation des os nasaux à mi-distance entre les narines et le bord antérieur de l'œil, nous avons détruit progressivement de haut en bas au thermocautère la cloison du nez; cette portion des fosses nasales étant situé juste en arrière de l'organe de JACOBSON, nous avons, en quelque sorte, réalisé l'exérèse physiologique de celui-ci par destruction du nerf vomero-nasal, contenu, on le sait, dans la muqueuse de la cloison.

Sur la photographie n° 19, on peut voir, à l'examen histologique de contrôle, la brêche dans la voûte osseuse et la destruction à ce niveau de la majeure partie de la cloison. Les examens histologiques, après autopsie, nous ont permis de vérifier l'efficacité de l'intervention, et d'éliminer par là les expériences non réussies; nous avons pu voir également que la muqueuse olfactive était, en arrière de la cicatrice opératoire, de structure normale.

Cette intervention a été réalisée chez 3 Cobayes femelles et 8 Cobayes mâles.

Nous verrons plus loin son influence sur la gamétogenèse. L'influence sur le comportement sexuel nous retiendra maintenant uniquement.

Chez trois animaux, l'intervention a été incomplète et leur comportement sexuel était normal. Chez trois autres où la section du nerf vomero-nasal avait été complète, nous avons pu observer, par contre, une inappétence sexuelle totale; les mâles mis en présence de femelles, observées d'abord avec des animaux témoins, manifestaient une indifférence totale; ajoutons que chez ces animaux nous avons pu vérifier l'intégrité du neuro-épithélium olfactif; il ne s'agissait donc pas d'individus anosmiques.

Chez deux autres animaux expérimentés, nous n'avons pas

observé une influence aussi nette de l'intervention; à plusieurs reprises cependant, il existait un léger retard à l'excitation sexuelle, ou bien, après une réaction immédiate normale, l'animal présentait brusquement une totale indifférence.

Nous pensons ainsi qu'il est logique de reconnaître à l'olfaction un rôle essentiel dans le rapprochement sexuel des Rongeurs; nous pensons que l'organe de JACOBSON est plus particulièrement spécialisé dans cette fonction; cependant il nous semble difficile de lui reconnaître un rôle exclusif dans cette perception; nous avons pu noter à plusieurs reprises des réactions normales, indiquant la mise en jeu alors du neuro-épithélium olfactif proprement dit.

La différence entre épithélium sensoriel de l'organe de JACOBSON et épithélium sensoriel de l'organe olfactif n'est peut-être pas basée sur des différences qualitatives du pouvoir de discrimination olfactive mais peut-être simplement sur des différences quantitatives. Il ne faut pas oublier que l'organe de JACOBSON peut, par ses mouvements de contraction et d'aspiration, modifier très facilement l'atmosphère gazeuse avec laquelle il est en contact; il faut également prendre en considération le grand développement des dispositifs vasculaires fonctionnels, supérieur notamment à ceux du neuro-épithélium olfactif proprement dit. Nous pensons enfin qu'il faut tenir compte des variations individuelles que l'on sait toujours importantes sur ce point. Aussi préférons nous poursuivre nos recherches avant de pouvoir conclure de façon plus précise; nous croyons cependant avoir été autorisés à publier ces premiers résultats.

2° *Développement des gonades et gamétogenèse.*

L'influence des fosses nasales sur ce second point est certaine, mais son importance et son mécanisme sont variables et restent encore mal déterminés. Nous envisagerons successivement leur influence sur les systèmes génitaux mâles et femelles.

I. *Influence des fosses nasales sur le système génital mâle.*

Développement des testicules.

KARPOW (1929) a pratiqué l'ablation bilatérale des cornets

chez des Lapins de 5 à 6 semaines. Or, au bout de 39 semaines, la descente des testicules ne s'était pas produite et les testicules ne pesaient que la moitié du poids normal.

Nemours (1935) a opéré également des Lapins à la 4e, 5e semaine, d'abord d'un côté, ensuite de l'autre. Chez deux animaux, sur un total de sept, la migration testiculaire n'a pas eu lieu et l'examen histologique montra que la spermatogenèse n'avait pas commencé.

Koblank et Roeder (1912) ont pu noter enfin un abaissement très sensible du poids des testicules chez de jeunes chiens ou des lapins après ablation des cornets.

Spermatogenèse de l'adulte.

Nous avons recherché si la suppression de l'olfaction par destruction du bulbe olfactif modifiait la spermatogenèse chez le Cobaye adulte. En réalité, sur les 5 Cobayes expérimentés (pesant tous au moins 700 grammes), nous n'avons noté aucune altération très sensible. Dans tous les cas, la lignée germinative était de morphologie normale, les voies excrétrices, de structure normale également, étaient remplies de spermatozoïdes et d'assez nombreuses cellules immatures échappées des tubes séminifères. La glande interstitielle était enfin de structure sensiblement normale, quoique peu développée en général.

La destruction de l'organe de Jacobson qui s'accompagne, on le sait, d'un assez gros traumatisme nasal, n'a pas apporté non plus de modifications dans la structure testiculaire.

Nous pouvons voir ainsi que si certaines interventions ont pu modifier le développement des gonades chez l'impubère, nous n'avons pu pour notre part, modifier la spermatogénèse chez l'adulte en agissant soit sur les formations purement olfactives, soit sur les deux types de muqueuse nasale.

Il convient de remarquer l'inconstance des résultats des expériences des auteurs précités. De plus, on peut se demander si ces grosses interventions n'entraînent pas des perturbations en rapport non pas avec l'ablation de telle ou telle partie du nez mais bien plutôt avec l'ensemble du traumatisme. L'intervention est d'ailleurs souvent mal supportée et s'accompagne, dans les expériences de Koblanck ou de Karpow d'une importante altération de l'état général.

Il nous semble ainsi difficile de reconnaître aux fosses nasa-

les un rôle précis dans la spermatogénèse; leur rôle dans la migration testiculaire semble incertain.

2. *Influence des fosses nasales sur le système génital femelle.*

Il s'agit là d'un problème beaucoup mieux étudié, mais disons-le fort complexe. Il a été abordé souvent chez la femme, notamment après les travaux de Fleiss sur les « Genitals tellen », zones formées en partie de tissu érectile, situées sur le tubercule de la cloison et l'extrémité antérieure du cornet inférieur, au niveau desquelles des cautérisations ou des applications de cocaïne sont capables d'améliorer certaines dysménorrhées.

Les travaux expérimentaux sont, par contre, peu nombreux. Schelesnyak et Rosen (1938), notamment, ont étudié les rapports naso-génitaux chez le Rat. Ils ont traité les animaux à des intervalles de temps calculés en fonction de la durée du cycle œstral mais sur une durée n'excédant jamais huit jours.

La stimulation électrique de la muqueuse nasale n'a pas apporté de modification du cycle.

Par contre, après application d'huile de moutarde, qui provoque en quelque sorte une excitation de la muqueuse nasale, Schelesnyak et Rosen ont pu observer un net retard du cycle sur la moitié des animaux expérimentés; les cycles étaient de 10 à 14 jours, l'allongement intéressant presque toujours la phase œstrale.

Des prolongations du cycle portant essentiellement sur la phase folliculinolutéinique ont été observées dans près de 50 % des cas avec des substances comme la nupercaïne, l'acide trichloracétique qui semblaient « inhiber » la muqueuse nasale. Les cycles duraient de 8 à 22 jours; utilisant alors la méthode de Loeb, les auteurs ont pu, chez ces mêmes Rats, provoquer, 12 fois sur 16, l'apparition de gros déciduomes.

On peut ainsi, et c'est là le point sur lequel insistent tout particulièrement les auteurs, induire la production d'une pseuso-grossesse chez le Rat en détruisant la muqueuse nasale, allongeant par là la phase lutéinique du cycle ovarien.

Pour notre part, nous avons voulu rechercher qu'elle était la part du neuro-épithélium olfactif, de l'organe de Jacobson ou de la muqueuse respiratoire dans ces perturbations ovariennes.

Nous avons détruit les deux bulbes olfactifs de 5 Cobayes femelles adultes et suivi leurs cycles par frottis vaginaux pendant trois mois.

En aucune façon l'ovulation n'a été perturbée; aucun des Cobayes n'a vu sa fonction ovarienne s'arrêter ou se ralentir. La durée des cycles observés a oscillé autour de 15 à 18 jours (à l'exception d'un cycle ayant duré 8 jours seulement); la vulve est restée ouverte 4 à 6 jours, c'est-à-dire pendant un laps de temps normal. L'examen des frottis n'a pas montré de modification du cycle vaginal. L'examen des ovaires, à l'autopsie, a montré l'existence de corps jaunes dans tous les cas. L'ovulation ne nous semble pas ainsi être chez le Cobaye en rapport avec l'olfaction.

Nous avons également étudié le cycle œstral après destruction de l'organe de Jacobson chez 3 Cobayes adultes, pratiquant ces expériences dans le seul but de contrôler l'absence d'influence de l'organe de Jacobson sur l'ovulation, démontrée déjà en quelque sorte par la destruction des bulbes olfactifs.

Or, nous avons pu observer chez deux animaux un net allongement du cycle œstral, les durées oscillant autour de 29 jours à plusieurs reprises, c'est-à-dire autour du double de la durée d'un cycle normal. L'œstrus était de durée normale, l'allongement portant sur le post-œstrus et le diœstrus.

L'examen histologique des ovaires a pu nous montrer une structure au premier abord assez inattendue; chez les animaux dont le cycle avait subi un net allongement, nous avons pu observer la présence de 1, 2 ou 3 corps jaunes dans les ovaires; la majorité des follicules était, par ailleurs, d'allure atrétique, présentant un important état d'involution (Fig. 19). Nous avons pu observer également chez un Cobaye, une très importante dilatation kystique des dérivés wolffiens, se rapprochant de celles que l'on obtient avec des doses faibles et très prolongées de folliculine (Christiane Champy, Bîmes, Mosinger) (Fig. 19). On peut se demander si ces modifications ne sont pas liées à un léger état d'hyperfolliculinie en rapport lui-même avec le prolongement très marqué de la phase folliculinolutéinique du cycle.

Ayant pu montrer l'absence d'influence de l'olfaction sur l'ovulation, nos expériences n'ont pu entraîner ces perturba-

tions que par l'intermédiaire des lésions de la muqueuse respiratoire toujours associés à la section du nerf vomero-nasal. Nous reviendrons d'ailleurs sur ce point. Nos résultats concordent, en outre, avec ceux de SHELESNYAK et ROSEN qui avaient déjà noté la possibilité d'allonger le cycle œstral par traumatisme nasal.

Au terme de cet exposé, il semble que l'on puisse séparer nettement la part respective des deux types de muqueuses dans les rapports unissant la sexualité aux fosses nasales.

1. La muqueuse olfactive apparaît liée au phénomène du rapprochement sexuel.

2. La muqueuse respiratoire semble contrôler, tout au moins en partie, la gamatogénèse et plus spécialement l'ovulation, les altérations de la muqueuse respiratoire entraînant un allongement du cycle; ce rôle est classiquement dû à ses nombreuses terminaisons sympathiques qui, par mécanisme réflexe, seraient capables d'intervenir dans certaines fonctions de l'organisme et plus spécialement dans les fonctions génitales.

Nous considérons cependant que cette classification est quelque peu arbitraire, le rôle de la muqueuse olfactive apparaissant plus complexe.

1° Nous pensons tout d'abord qu'il est peut-être abusif de ne reconnaître qu'à la seule muqueuse respiratoire un rôle dans l'influence, par mécanisme réflexe, des fosses nasales sur la sexualité.

Le neuro-épithélium olfactif possède, en effet, au même titre que la muqueuse respiratoire, de nombreuses terminaisons trigéminales; son chorion possède également de nombreuses formations sympathiques ou parasympathiques. Les protocoles opératoires des expériences de SHELESNYAK et ROSEN notamment, permettent de penser que c'est l'ensemble de la muqueuse nasale qui a été intéressé au cours de ces recherches. Les auteurs n'indiquent d'ailleurs pas s'ils ont vérifié histologiquement l'étendue des lésions qu'ils avaient créées : il est dès lors difficile de faire la part respective de l'influence du neuro-épithélium olfactif et de la muqueuse respiratoire.

2° Nous voulons enfin insister sur un dernier point.

Nous avons montré que l'olfaction n'avait pas d'influence directe sur les fonctions de l'appareil génital proprement dit. Il semble cependant que le rôle du neuro-épithélium olfactif ne se limite pas au seul rapprochement sexuel. Bien que nous n'ayons pas observé de modifications histologiques des ovaires ou des

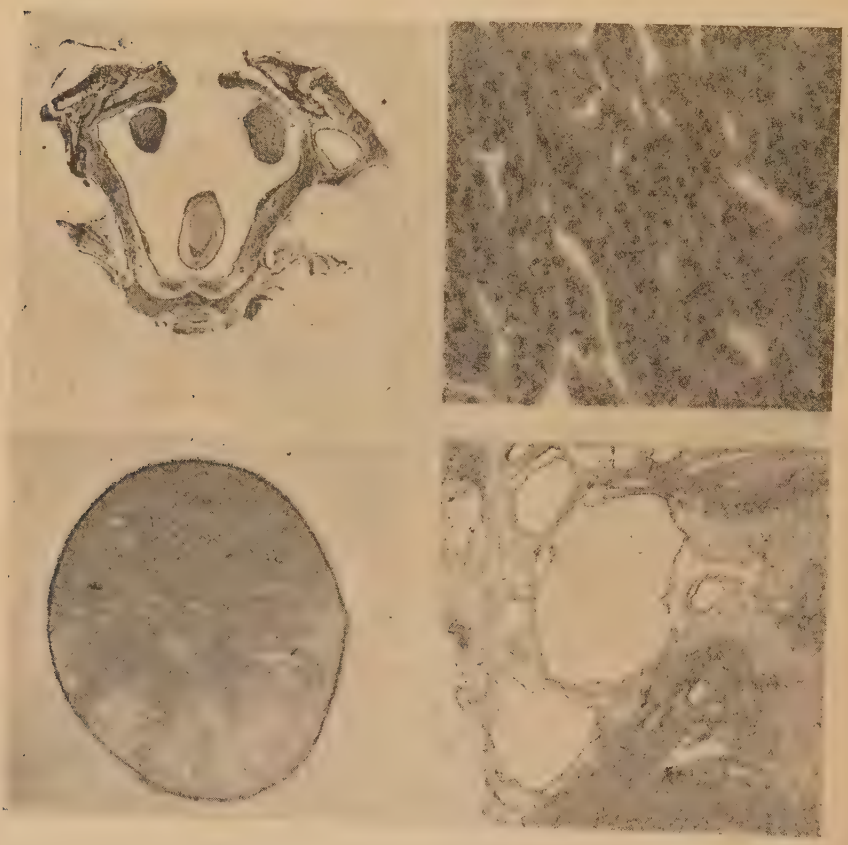

Fig. 19. — En haut à gauche : destruction partielle de la cloison nasale et du nerf vomero-nasal.

En haut à droite : Hypophyse : virage éosinophile (Cobaye femelle avec destruction de l'organe vomero nasal).

En bas à gauche : Ovaire ne présentant que des follicules atrétiques (Cobaye femelle avec destruction de l'organe vomero-nasal).

En bas à droite : Ovaire présentant une importante dilatation kystique des vestiges wolffiens. (Cobaye femelle avec destruction de l'organe vomero-nasal).

testicules après section des bulbes olfactifs, nous avons pu observer, par contre, une perturbation hypophysaire certaine.

Ayant examiné les hypophyses de 12 Cobayes mâles et femelles après section du nerf vomero-nasal ou des bulbes olfactifs, nous avons pu observer dans tous les cas un virage éosinophile net (Fig. 19). En tenant compte des variations individuelles, des différences topographiques ou des modifications liées au cycle œstral, nous avons pu observer dans toutes les hypophyses une très importante prédominance des éléments acidophiles sur les autres constituants cellulaires, leur pourcentage atteignant le plus souvent 80 à 90 % de l'ensemble des cellules. Le virage éosinophile était particulièrement intense chez les Cobayes femelles avec destruction de l'organe de JACOBSON et s'accompagnait de quelques altérations nucléaires caractérisées par une taille anormalement grande des noyaux. Chez les Cobayes mâles avec section des bulbes olfactifs, nous avons pu observer un très grand nombre de formes hyperchromatophiles, à contours nets, au protoplasme coloré en rouge sombre par le trichrome de MASSON et dont les noyaux étaient presque toujours d'allure pycnotique.

Si nous admettons que le virage éosinophile de l'hypophyse du Cobaye traduit son blocage physiologique, nous pouvons être amenés à penser que l'olfaction est un des facteurs dirigeant l'activité hypophysaire. Remarquons, toutefois, que le virage n'est pas absolu; il laisse encore intacts 10 à 20 % des autres éléments cellulaires; c'est là, la raison certainement pour laquelle l'anosmie expérimentale n'entraîne pas de modification dans la gamétogénèse, tout au moins dans les délais étudiés, qui n'ont pas dépassé 3 mois.

Doit-on s'étonner de ce résultat ?

— Notons tout d'abord que l'on connaît l'existence des relations unissant le neuro-épithélium olfactif et les centres rhinencéphaliques avec les formations du diencéphale, qui contiennent, on le sait, des centres excito-sécrétoires hypophysaires; leur existence permet de supposer que des excitations olfactives peuvent, par leur intermédiaire, influencer l'activité fonctionnelle de la glande pituitaire.

— Notons enfin que l'on connaît déjà l'influence de divers facteurs physiques extérieurs sur la structure et la physiologie

hypophysaire : l'éclairement en est un exemple : on sait, en effet, que COLLIN et FLORENTIN ont pu obtenir un virage éosinophile intense chez des animaux laissés dans l'obscurité; l'éclairement s'accompagnant, chez certaines espèces, d'une nette action gonadotrope (BENOÎT, BISSONNETTE). Le rôle exact de la vision est cependant discuté dans ce dernier cas.

CONCLUSIONS

Au cours de cette étude sur l'histophysiologie des fosses nasales des Rongeurs, nous avons étudié successivement :

— Les différentes fonctions de la muqueuse respiratoire;
— Le rôle de la muqueuse olfactive;
— L'intervention de ces deux constituants sur la sexualité.

Nous avons, pour notre part, cherché à préciser les points suivants :

1. Pour l'organe de JACOBSON, nous avons étudié le mécanisme de sa motilité et insisté plus particulièrement sur le rôle des formations musculaires extravasculaires et de la charpente fibro-élastique de l'organe.

2. Sur les rapports entre le bulbe olfactif et le neuro-épithélium nous avons pu confirmer chez le Cobaye les résultats expérimentaux de NAGAHARA, montrant l'existence de dégénérescence rétrograde au niveau des prolongements axoniques des neurones olfactifs et la possibilité de régénération de ces cellules, plus spécialement au niveau de l'organe olfactif proprement dit.

3. Etudiant les rapports naso-génitaux, nous avons cherché, tout d'abord, à mettre en évidence le rôle de l'olfaction dans le rapprochement sexuel; nous pensons que l'organe de JACOBSON joue là un rôle peut-être non absolu, tout au moins essentiel che la. plupart des animaux (Etudes poursuivies chez le Cobaye).

4. Nous avons cherché ensuite à montrer l'indépendance de la spermatogénèse et de l'ovulation vis-à-vis de l'olfaction.

Par altération de l'ensemble de la muqueuse nasale, nous avons pu, par contre, et suivant un mécanisme de nature très probablement réflexe, provoquer un allongement du cycle œstral accompagné de nettes perturbations histologiques ovariennes.

5. Enfin, par la section du nerf vomero-nasal suivant une technique que nous avons essayé de mettre au point, ou par la destruction des bulbes olfactifs, nous avons, chez tous les animaux expérimentés, provoqué une modification structurale hypophysaire, caractérisée par un virage éosinophile intense.

L'olfaction semble constituer ainsi un des facteurs extrinsèques pouvant diriger chez les Rongeurs l'activité hypophysaire.

Conclusions Générales

I. Au cours de cette étude sur les fosses nasales des Rongeurs, nous nous sommes attachés, tout d'abord, à écrire l'*anatomie mocroscopique* de cette région et plus spécialement celle de la cloison qui, en raison de l'ouverture très antérieure du canal naso-pharyngien, possède une structure assez particulière.

II. Au point de vue *embryologique*, nous tenons à insister sur l'origine neurectodermique très probable de la placode olfactive; l'examen en coupes sériées frontales ou sagittales d'embryons de Lapin permet de suivre le cheminement de l'épaississement neuroporal prosencéphalique sur les parois du bourgeon frontal puis sa mise en place au niveau du sillon olfactif. L'histogénèse du neuro-épithélium olfactif montre d'ailleurs l'existenc de points communs avec le développement embryonnaire des parois névraxiques.

L'organe olfactif apparaît ainsi comme une portion du neuro-épithélium, libérée très précocément du reste des formations prosencéphaliques.

III. Dans l'étude *histologique*, nous croyons être autorisés à attirer l'attention sur les points suivants :

A. C'est tout d'abord l'extrême polymorphisme, l'extrême complexité de structure des fosses nasales des Rongeurs.

1. La région respiratoire n'apparaît pas tapissée seulement par un épithélium cylindrique cilié mais aussi par un revêtement épithélial cubique, simple ou stratifié; un épithélium malpighien recouvre également une grande étendue des cornets maxillo-turbinal et naso-turbinal et ceci aussi bien chez le fœtus que chez l'adulte; enfin, la muqueuse olfactive se prolonge très en avant au niveau de la portion supérieure de la cloison nasale.

2. La structure de la région olfactive n'est pas moins complexe.

A côté de la muqueuse sensorielle de structure classique, nous avons rencontré constamment chez le Cobaye, au niveau de la cloison ou de la voûte nasale, une muqueuse de type intermédiaire possédant à la fois des éléments cellulaires de l'épithélium respiratoire et des éléments de la muqueuse olfactive. Nous avons pu remarquer également la fréquence de ses atteintes pathologiques, faisant apparaître alors parfois sur toute l'étendue de la région olfactive des fosses nasales, une muqueuse de type intermédiaire ou de type plus ou moins aberrant.

Les glandes de BOWMAN ont également une morphologie variable; il n'est guère possible de leur décrire une forme précise car elles tendent à occuper tout l'espace libre que les formations nerveuses et vasculaires leur ménagent au niveau du chorion.

Dans ce chapitre sur l'histologie, nous nous sommes attachés également à rechercher la signification de l'assise basale du neuro-épithélium olfactif. Elle représente pour nous l'assise génératrice des glandes de BOWMAN et conditionne à la fois leur développement chez l'embryon et leur renouvellement chez l'adulte.

Nous avons pu, en effet, observer les faits suivants :

— L'assise basale ne s'individualise que tardivement au cours de l'histogénèse du neuro-épithélium olfactif et sa formation coïncide avec celle des glandes de BOWMAN;

— Chez l'adulte il existe à son niveau de nombreuses mitoses qui ne peuvent pas servir au remplacement des cellules de soutien car elles manifestent elles-même, une indiscutable activité cinétique;

— Au niveau de la muqueuse sensorielle de l'organe de JACOBSON, il n'y a ni assise basale, ni glandes de BOWMAN ;

— Enfin, chez certains Rongeurs et notamment chez le Lapin, il existe de véritables portions intraépithéliales glandulaires, non excrétrices, situées au niveau même de cette assise.

Cette relation avec des formations glandulaires, le fait que nous ayons pu observer des glandes de BOWMAN dans une muqueuse de type intermédiaire ne possédant que des neuroblastes comme seuls éléments de nature neuro-ectodermique certaine, nous conduisent à réserver la question de l'origine de cette assise.

C. Etudiant la structure histologique des formations annexes des fosses nasales des Rongeurs, nous avons insisté :

— Sur le dispositif vasculaire autonome de l'organe vomero-nasal constitué non seulement par d'importantes formations vasculaires, mais aussi par de nombreuses formations musculaires lisses s'insérant sur les charpentes fibro-élastiques que nous avons mises en évidence par l'orcéine ;

— Sur le caractère embryonnaire de la muqueuse sensorielle de l'organe de JACOBSON qui se différencie, pour nous, nettement par toute une série de caractères du neuro-épithélium olfactif proprement dit ;

— Sur le polymorphisme structural du canal naso-lacrymal au niveau duquel nous avons pu mettre en évidence chez le Rat, des signes histologiques d'une importante érythrolyse.

IV. Au cours de l'étude *histophysiologique*, nous avons étudié tout d'abord successivement la physiologie de la muqueuse respiratoire et de la muqueuse olfactive.

La muqueuse respiratoire n'est pas seulement un organe du conditionnement de l'air ; c'est aussi une zone d'absorption qui est loin d'être négligeable au point de vue pathologique.

Pour la muqueuse olfactive, nous avons étudié :

1. Les conditions dans lesquelles pouvait naître l'excitation des neurones sensoriels ; nous nous sommes attachés plus particulièrement au mécanisme de la motilité de l'organe de JACOB-

son, assurée non seulement par les formations vasculaires de l'organe, mais aussi par la mise en jeu des formations musculaires extravasculaires et de la charpente fibro-élastique;

2. Le mécanisme de l'excitation olfactive (étude d'ailleurs très schématique);

3. La transmission de cette excitation et plus particulièrement :

— Le rôle respectif des fibres olfactives et des fibres trigéminales;

— Les centres rhinencéphaliques;

— Et surtout les relations entre ces centres et le diencéphale ainsi que les rapports entre le bulbe olfactif et le neuro-épithélium; nous avons confirmé chez le Cobaye les travaux de Nagahara et montré la possibilité de dégénérescence rétrograde pour les fibres olfactives et la possibilité de régénération pour les neuroblastes sensoriels.

Dans un dernier chapitre, enfin, nous avons cherché à étudier les *rapports naso-génitaux* chez les Rongeurs.

Ces rapports sont *prouvés* par de nombreux arguments physiologiques; l'histologie apporte, elle aussi, une contribution non négligeable à cette question; après différents auteurs nous avons décrit les importantes modifications de la muqueuse nasale consécutive à la castration.

Etudiant la *nature* de ces rapports, nous avons tout d'abord recherché l'*influence de la sexualité sur les fosses nasales.*

Les hormones sexuelles nous apparaissent indispensables au développement de la muqueuse respiratoire : la muqueuse nasale du Cobaye nouveau-né, comme d'ailleurs celle du Cobaye impubère, diffère très sensiblement de celle de l'adulte.

Leur action est, par contre, beaucoup moins sensible pour la muqueuse olfactive que nous avons vue bien avant la puberté avec un état de complet développement structural et physiologique.

Chez l'adulte, les hormones sexuelles représentent un important facteur de trophicité, non seulement pour les éléments

glandulaires, épithéliaux ou séreux de la muqueuse respiratoire, mais aussi pour les glandes de BOWMAN de la muqueuse olfactive.

2. Nous avons étudié ensuite l'*influence des fosses nasales sur la sexualité.*

Le rôle de l'olfaction au cours du rapprochement sexuel est essentiel: l'anosmie expérimentale s'accompagnant d'inappétence sexuelle totale. Nous pensons que l'organe de JACOBSON est utilisé plus spécialement dans la perception des odeurs génitales: à plusieurs reprises, sa destruction, pratiquée suivant une technique que nous avons mise au point, a entraîné une modification totale du comportement sexuel du Cobaye mâle adulte.

Nous avons recherché également l'influence des fosses nasales sur les gonades.

Les fosses nasales, muqueuse respiratoire et muqueuse olfactive, ne paraissent pas intervenir dans la spermatogénèse de l'adulte; par contre, les altérations de la muqueuse nasale entraînent des perturbations du cycle œstral : nous avons pu, en détruisant partiellement la muqueuse respiratoire et la muqueuse olfactive, provoquer un allongement du cycle portant sur le post-œstrus et sur le dioœstrus et s'accompagnant de modifications ovariennes.

Enfin, nous avons essayé de montrer que le rôle du neuro-épithélium olfactif ne se limitait pas à la seule perception des odeurs sexuelles.

Possédant tout d'abord de nombreuses terminaisons trigéminales ou neuro-végétatives, on peut se demander si le neuro-épithélium olfactif n'est pas à l'origine, comme la muqueuse respiratoire, de certains réflexes.

Mais surtout le neuro-épithélium olfactif apparaît comme un des facteurs dirigeant l'*activité hypophysaire*. Nous avons pu observer, en effet, que la section du nerf vomero-nasal ou la destruction des bulbes olfactifs s'accompagnait d'un net virage éosinophile de la glande pituitaire.

Le Président de la Thèse,

NANTA

Vu : le Doyen,

LEFEBVRE

Vu et permis d'imprimer :

Toulouse, le 5 Janvier 1951.

Le Recteur,
Président du Conseil de l'Université,

P. DOTTIN.

Bibliographie

1. Abbate R. — In tema di alterazioni istologiche nella mucosa del seno mascellare, delle fosse nasali e della faringe in seguito a castrazione e all'azione degli increti follicolare, luteo e testicolare in animali prepuberi. — *Riv. Clin. Med.* 1941, t. 2, p. 105.
2. Adrian Ed. — The activity of the mammalian olfactory apparatus : XVIIè. *Int. physiol. congr.* 1947 - I.
3. Allen Wf. — Olfactory and trigeminal conditioned reflexes in the dogs. *Am. J. Physiol.* 1937, t. 118, p. 532-540.
4. Arslam K. — Sulla fissazione rapida di sostanze coloranti nella mucosa delle vie aere superiori. — *Arch. Ital. Otol.* 1935, t. 47, p. 745.
5. Asai T. — Untersuchungen über die structur der Riechorgan bei Mustelns laevis. — *Anat. Hefte. Arb. Bd* 49, pp.441-521, 1913.
6. Augier. — Sur le développement et la signification des cavités pneumatiques périnasales. — *C. R. Assoc. Anat. Londres* 1927, p. 9.
7. Beck Lh. and Miles W. R. — Some théorical and experimental relationships between infrared absorption and olfaction. — *Science* 1947, t. 106, p. 511.
8. Bianchi L. — Il cosi detto ganglion olfattivo e i suoi rapporti di origine coi nervi olfattivo e terminale (Osservazioni in « Cavia cobaya »). - *I Taf. Arch. Ital. Anat.* vol. 29, fasc. 28, p. 187-209, 1931.
9. Bigler M. — Zur Histologie der foetalen Nase. — *Schweitz. med. Wochenschrift* 1934, t. 64, p. 438.
10. Bîmes C. et Planel H. — Le dispositif vasculaire autonome de l'Organe vomero-nasal du Cobaye. - *C. R. Assoc. Anat.* 1948, n° 53, p. 81.

11. Bîmes C. et Planel H. — Recherches sur le développement et la structure du neuro-épithélium olfactif des Rongeurs. — *C. R. Assoc. Anat.* 1949, n° 56, p. 61.
12. Bîmes C. et Planel H. — Action de la castration sur la muqueuse des fosses nasales du cobaye. — *C. R. Assoc. Anat.* 1949 n° 59, p. 718.
13. Brettauer J. — *Am. J. Obst. et Gyn.* 64, p. 214, 1911.
14. Broman Ivan. — Das Organon Vomeronasale Jacobsoni ein Wassergeruchsorgan Anat. Hefte Abt I Bd 58, 1920.
15. Broman Ivan. — Uber eine bisher unbekannte infrasseptale Nasenhohlendrüse bei den Nagern. — *Anat. Anz.*, t. 49, n° 516, p. 170-174, 1916.
16. Broom. - Origin of Mammals. Phil. Trans. R. S. V.206 B. 1914.
17. Bührmester C. C. — Nasal mucin. Ann. Otol. 1936, t. 45, p. 687.
18. Calvet J. — Modifications de la muqueuse nasale à la suite de la castration. — *Soc. Anat. Clin. Toulouse*, 13 mai 1933.
19. Caminiti F. P. — Sulla fine innervazione della regione respiratoria della mucosa nasale umana. — *Scritti biol.* 1942, t. 16, p. 93.
20. Campenhout E. Van. — Origine du nerf olfactif chez le porc. — *Arch. Anat. micros* 1936, t. 32, p. 391.
21. Celestino da Costa. — Eléments d'embryologie 1938.
22. Champy et Kritch. — Influence corrélative de la castration sur les glandes odorantes et l'appareil olfactif. — *C. R. Soc. biol.* 1929, t. 100, p. 185.
23. Champy et Kritch. — Influence de la castration sur les cornets du nez. — *C. R. Soc. Biol.* 1929, t. 100, p. 413.
24. Chavanne Louis. — Sécrétion nasale. — *Thèse méd. Lyon* 1936, 37, n° 1.
25. Chiarugi G. — Archives Italiennes de Biologie (Pisa) 1891, t. 15, p. 418.
26. Le Gros Clark W. E. et Warwick R. T. T. — The patterns of olfactory innervation. — *J. Anat.* 1946, t. 80, p. 239 et *Journ. Neur. psych.* 1946, t. 9, p. 101.
27. Davies C. M. — Filtration of droplets in the nose of the rabbit. — *Proc. Roy. Soc. Biol.* 1946, t. 133, p. 282.
28. Dieulafe L. — Les fosses nasales des Vertébrés, morphologie et embryologie. — *Thèses Sc. Nat. Paris* 1903-1904.
29. Dogiel A. S. — Uber den Bau des Geruchsorgans bei. Ganoiden, Knochen-fischen und Amphibien. — *Arch. mikr. Anat.* Bd 29, pp. 74-139, 1897.
30. Dubreuil et Valette. — Dispositifs vaso-sensoriels des organes de l'olfaction, de la vision et de l'audition. — *C. R. Soc. Biol.* 1931, t. 11, p. 364.

31. Dubreuil et Valette. — Rôle thermostatique des dispositifs vaso-sensoriels annexés à quelques organes des sens. — *C. R. Soc. Biol.* 1931, t. 11, p. 347.
32. Fox C. A., Mc Kinley, W. A. and Magoun A. W. — An oscillographic study of olfactory system of cats. — *J. Neurophysiol* 1944, t. 7, p. 1 à 16.
33. Fujii M. — Studien über die Entwicklung des Jacobsons Organs von Vagern. — *Japan Journ. Med. Anat.* 1940, t. 8, p. 49-50.
34. Gavaudan P., Poussel H., Brebion G. et Sclentzenberger M. — L'étude des conditions thermodynamiques de l'excitation olfactive et les théories de l'olfaction. - *C. R. Acad. Sc.* 1948, t. 226, p. 1395.
35. Gawrilenko A. — Die entwickelung des Geruchsorgan bei Salmo salar. — *Anat. Anzeiger* 1910, t. 36, p. 411.
36. Goodrich. - Structure and developpement of vertebrates. Macmillan and Co 1930.
37. Gompper H. J. — Die Beziehungen zwischen dem Binnenskelet und der Schwellgewebe der Nasenhöhle bei einigen Saugetierarten. — *Anat. Anz.* 1948, t. 96, p. 25.
38. Groth. — Der Ursprung der Riechzellenneuroblasten und ihre erste Entwicklung bis zur Ausbildung der Riechnervenanlage beim Kaninchen. — *Zeitser. für mikr. Anat. Forsch.* 1938, t. 43, p. 207.
39. Guaragua C. - Observazioni sulla structura dei vasi delli mucosa nasale della regione respiratoria. — *Arch. Ital. Otol.* 1940, t. 52, p. 615.
40. Guillot M. — Sur la relation entre l'odeur et la texture moléculaire. — *C. R. Acad. Soc.* 1948, t. 226, p. 1472.
41. Hamilton J. B. — Changes in the nasal mucosa of monkeys (Macaca rhesi) and humans by male hormone substances. — *Proc. Soc. exp. Biol.* 1937, t. 37, p. 366.
42. Harper W. F. — Further observations on the blood vessels of the nasal mucous membrane in mammals J. Anat. 1949, t. 83, p. 61.
43. Hasama B. — Uber die elektrischen Begleiterscheinungen an der Riechsphase bei der Geruchsempfindung. — *Pflüg. Arch. Ges. Physiol.* 1934, t. 234, pp. 748-755.
44. Hett J. - Zur Histologie der Nasenschleimbaut. - *Arch. Ohren. u.-s. w. Heilk* 1937, t. 143, p. 405.
45. Huber et Guild. — Observations on the peripheral distribution of the nervus terminalis in Mammalia. - *Anat. Record.* vol. VII n° 8, p. 253-272.
46. Humphrey T. — The development of the olfactory and the accesory olfactory formations in human embryos and fetuses. — *Journ. comp. Neurol.* 1940, t. 73, p. 431.

47. Huyghebaert. — Sur l'innervation vaso-motrice de la muqueuse nasale. — *C. R. Soc. Biol.* 1936, t. 1, p. 123.
48. Ingelstedt S. et Ivstam B. — La source de la sécrétion nasale dans les conditions normales. — *Acta Oto-Laryngologica, Stockholm* 1949, t. 37, n° 5, p. 446.
49. Ingelstedt S. et Ivstam B. — La source de la sécrétion nasale dans les conditions infectieuses, allergiques, expérimentales. - *Acta oto-laryngologica*. Stockholm 1949 t. 37, n° 5, p. 451.
50. Jung, Tagaud et Chavanne. — Sur l'innervation excito-sécrétoire de la muqueuse nasale. — *C. R. Soc. Biol.* 1925, t. 95, p. 835.
51. Karpow N. — Zur Frage des zusammenhangs der Nase mit der Sexualsphare. — *Monatschr. F. Ohrenh* 1929, t. 63, p. 758.
52. Kiss F. — Die innervation der Nasenhohle und der Pharynx. — *Zbl. Hals. usa. Neilkunds* 1940, t. 34, p. 186.
53. Klein. — The organ of Jacobson of the Rabbit. — *Quart Journ. of micros. Soc.* 1881, t. 21, p. 549.
54. Klein. — Contribution to the minute anatomy of the nasal mucous membrane. The organ of Jacobson in the guinea pig. — *Id.* p. 98-113.
Klein. — A further contribution to the minute anatomy of the organ of Jacobson in the guinea pig. — *Id.* p. 219-230.
55. Koblank and Roder H. — Animal experiments on the influence of the sexual system by nasal interference. — *Berlin Klin. Wehnschr.* 1912, t. 49, p. 1893.
56. Kolmer W. Van. — Kapillaren im Epithel des Jacobson'schen Organs und einige andere Beziehungen von Gefassen zum Epithel. - *Anat. anz.* 1928, t. 65, p. 321-327.
57. Korner F. — Uber Drüsselvenen im Schweilgewebe der Nasenschleimbaut. — *Zeit mikr. Anat. Forsch.* 1937, t. 41, p. 131.
58. Krause. — Anatomie du Lapin, 1884.
59. Kupffer. — Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Cranioten, Heft 1-4, 1893-1900.
60. Lams H. — Recherches sur la vascularisation de certains épithéliums. Le neuro-épithélium olfactif chez les Mammifères. — *Bull. Acad. Med. Belgique* 1940, t. 5, p. 110.
61. Lams H. — Le neuro-épithélium olfactif. — *Acta Anatomica*, vol. IV, fasc. 1/2, 1947.
62. Larsell O. et Fenton R. A. - Sympathetic innervation of nose. — *Arch. Oto-laryng.* 1936, t. 24, p. 687.
63. Larsell O. et Fenton R. A. - Lymphatic pathways from nose. — *Arch. oto-laryng.* 1936, t. 24, p. 696.

64. Lázorthes G. — Le nerf terminal, premier nerf crânien? — Douladoure, Toulouse 1944.
65. Le Magnen. — Variations spécifiques des seuils olfactifs chez l'homme sous action androgène et oestrogène. — *C. R. Acad. Sc.* 1949, t. 228, p. 947-948.
66. Le Magnen. — Un cas de sensibilité olfactive se présentant comme un caractère sexuel secondaire féminin. — *C. R. Acad. Sc.* 1948, t. 226, p. 694-695.
67. Lenhossek M. Von. — Die Nervenursprungen und Endigungen im Jacobsonschem Organ des Kaninchens. — *Anat. Anz.* 1892, Bd. 7, pp. 628-635.
68. Lucas et Douglas. — Principles underlying ciliary activity in the respiratory tract. II. A comparaison of nasal clearance in man, monkey, and other mammals. — *Arch. of Otol.*, vol. 20, 1934.
69. Masera R. T. — L'influenza della castrazione e degli ormoni sessuali femminili sulla mucosa nasale della cavia femmina. — *Arch. Ital. Otol.* 1940, t. 52, p. 525.
69 bis. — Masera R. T. — Su l'esistanza di un particolare organo olfactivo nel setto nasale della cavia e di altri roditori. — *Arch. Ital. Anat.* 1943, t. 48, p. 157.
70. Miles W. R. and Beck L. H. — Infrared absorption in field studies of olfaction in bees. — *Science* 1947, 106, p. 512.
71. Mortimer H., Wright C., Collip J. B. — The effect of the administration of ostrogenic hormons on the nasal mucosa of the Monkey. — *Canadian and Assoc. Journ.* 1936, fasc. 35, p. 513.
72. Mortimer H. R. P., Wright R. P., Bachmann and J. B. Collin. — *Proc. Soc. Exper. Biol. et Med.* 1937, f. 36, p. 832.
73. Nagahara Y. — Experim. histopathologische studien über das Geruchsorgan nach der Olfaktorius-durchsneidung. — *Trans. Soc. Pathol. Japan Journ. Med. Soc.* 1940, t. 5, p. 165.
74. Nemours P. R. — Effect of experimental bilateral turbinectomy on the development of the testes in the rat. — *Arch. Oto-Laryng.* 1935, t. 22, p. 626.
75. Parker. — Smell, Taste and Allied senses in the Vertebrates 1922 (Lippinott Co).
76. Pearson A. A. — The development of the olfactory nerve, the nervus terminalis and the vomero-nerve in man. — *Ann. Otol. Rhinol. laryngol*, Saint-Louis 1942, t. 51, p. 317.
77. Pearson A. A. — The development of the olfactory nerve in man. — *Anat. Rec.* 1941, t. 79 (suppl.) p. 49.

78. Pietrantoni. — Le tissu conjonctif et la membrane basale de la muqueuse nasale. - *C. R. Soc. Biol.* 1936, t. 1, p. 123.

79. Pighini G. e Porta C. F. — L'azione reintegrativa degli estratti anteipofisari ed ovarici sulle alterazione sperimentali della mucosa ed osa nasali da castrazione. — *Valsalva* 1934, t. 10 p. 140.

80. Proetz A. W., Pfingstein. — Ciliated nasal epithelium; its culture in vitro. — *Annal. Otol. Rhinol and Laryng.* 1936, t. 45, p. 400.

81. Redoglio F. — Contributo alla conoscenza della embryogenesi del sene frontale. — *Bull. Mal.* 1942, t. 60, p. 3.

83. Roper, Hall H. T. — Jacobson's organ. — *Proc. Roy. Soc. Med.* 1944, t. 38, p. 41.

84. Rose J. E. and Woolsey C. N. — Potential changes in the olfactory brain produced by electrical stimulation of the olfactory bulb. — *Federa Proc.* 1943, t. 2, p. 42.

85. Rose J. M., Pomerat C., Danes B. — Tissue culture studies of ciliated nasal mucosa in man. — *Anat. Record.* 1949, t. 104, p. 409.

86. Russel A. M. — The embryological development of Jacobson's organ in Didelphys virginiana. — *Anat. Rec.* 1944, t. 90, p. 149.

87. Ryan R. E. — The histologic effect of repeated application of certain nose drops to the nasal mucous membrane of rabbits. — *Ann. Otol. Rhinol.* 1947, t. 56, p. 46.

88. Sato J. — Vergl. Studien über die Morphologie und der Bau der Schleimhaut der Nasennebenhohlen bei verschiedenen Tieren. — *Mitt. Med. Akad. Kioto* 1938, t. 22, p. 405.

89. Schultz F. W. — Regeneration of olfactory cells. — *Proc. Soc. exp. Biol. and med.* 1941, t. 46, p. 41.

90. Schultz, Warren et Drinken. — *J. Exp. Med.* 1938, t. 68, p. 251.

91. Seki M. — Vitalfarbung des Riechepithels der Mann mit Trypanblau Z. f. Anat. 1940, t. 31, p. 218.

92. Seki M. — Retikulumzellen und ihre Abkommlinge in der Nassenschleimhaut des menschen. - *Z. f. Anat.* 1940 t. 31, p. 203.

93. Seki M. — Uber die Neibung der Zilien des Epithels der Nasen und Nasennebenhohlen. — *Morph. Jb.* 1941, t. 86 p. 235.

94. Seki M. — Uber die Vermehrung der Histiozyten in der Wandung der einen Nasenhole nach einen nasen verschluss auf der anderen Seite. — *Z. Zellforsch.* 1941, t. 31, p. 224.

95. Schelesnyak M. C. et Rosen S. — Nasogenital relationship. — *Endocrinology* 1938, t. 23, p. 58.
96. Silchrist E. F. et Christensenk. — Sensory and parasympathic nerve terminations in the nasal mucosa of the cat. — *Anat. Rec.* 1947, t. 97, p. 337.
97. Slotwinski. — Etude cytologique comparée du caractère de la sécrétion des glandes olfactives de Bowman chez l'homme et chez les Mammifères, Rongeurs et Insectivores. — *C. R, Soc. Biol.* 1934, t. 1, p. 1269.
98. Slotwinski. — Sur le caractère de la sécrétion des glandes olfactives de Bowman chez les Mammifères. - *C. R. Assoc. Anat.* 1932, p. 462.
99. Slotwinski J. — Sur les granulations dans l'épithélium sensoriel de la muqueuse olfactive chez les Mammifères. — *C. R. Soc. Biol.* 1935, t. 120, p. 459.
100. Slotwinski J. — Sur l'appareil réticulaire interne de Golgi dans les glandes olfactives de Bowman chez les Mammifères. — *C. R. Soc. Biol.* 1935, t. 120, p. 462.
101. Smith C. G., Craigie E. H. — The association of a pathological change in the olfactory nasal mucosa with the occurence of « stunted » olfactory bulbs. — *Trans. Roy. Soc. Canada May* 1936.
102. Sparado R. — Contributo allo della mucosa olfattiva in alcuni mammiferi e vertebrati inferiori e nel'embryone humano. — *Arch. Ital. di Otol. rhinol. Laryngol.,* t. 37, p. 316., 1926.
103. Steinberg Hélène. — Description de l'organe de Jacobson chez un fœtus de chat. — *Thèse Médecine* n° 427, Genève 1912.
104. Stewart. — Origine of nervus terminalis of albino rat. —*J. of Comp. Neur.,* vol. XXXII n° 1, p. 99-109, 1920-21.
105. Suaragua C. — Observazioni sulla structura dei vasi della mucosa nasale della regione respiratoria. — *Arch. Ital. Otol.* 1940, t. 52, p. 615.
106. Swann H. G. — The function of the brain in olfaction. I-Olfactory discrimination and an apparatus for its test. — *J. Comp. Psychol.* 1933, t. 15, p. 229-241.
107. Swann H. G. — The function of the brain in olfaction. II- The results of destruction of olfactory and other nervous structures upon the discrimination of odors.— *J. Comp. Neurol.* 1934, t. 59, p. 175-201.
108. Swann H. G. — The function of the brain in olfaction. The effects of large cortical lesions on olfactory discrimination. - *Mar. Journ. Physiol.* 1935, t. III, p. 257-262.
110. Valette Marie. — Les dispositifs vaso-sensoriels spé-

cialisés chez quelques Mammifères. — *Arch. Anat. Histol. et Embryol.* 1931, t. XIII, p. 281-360.
111. Viollet. — Absence de vaisseaux dans l'épithélium olfactif du Cobaye. — *Bull. Soc. Anat.* 1901.
112. Vogt Carl et Yung Emile. — Anatomie comparée 1894.
113. Weber A. — Les synapses dans les glomérules olfactifs du Cobaye adulte. — *Arch. Neurol. und Psych.* Zurich 1944, t. 55, p. 317.
114. Wiraboff A. — Relations entre la muqueuse du nez et l'activité fonctionnelle des glandes génitales : Recherche expérimentale. — *Rev. de Laryng.* 1934, t. 55, p. 896.
115. Winslow C. E. A. and D. Greenberg. — The effect of the respiration of Putrid Gases upon the Growth of guinea-pigs. — *Proc. Soc. Exp. Biol.* 1918, t. 15, p. 123.
116. Yoffey. — Lymphatic pathway for absorption from nasopharynx. — *Lancet* 1941, t. I, p. 529.
117. Yoffey, Sullivan, Drinker. — *J. exp. Med.* 1938, t. 68, p. 941.
118. Zanzuechi G. — Observazioni sull'azione dell ormone ovarico e preipofisario sopra gli organi della cavita nasale e paranasale negli animali castrati. — *Congr. Soc. Ital. Laryng. ecc.* 1937, Pte 2, p. 139.
119. Zaritzki L. A. — Uber Altersveranderungen der Schleimdrüsen und des Kavernosen gewebes der Schleimhaute des Atmungsgebietes der Nase. — *Monat. Ohrenheilk* 1936, p. 1057.
120. Zimmermann A. — Zur vergl. Anatomie des Jacobson'schem Organs. — *Verg. Anat. Geb.* 1938, p. 274.
121. Zuckerkandl. — Anatomie des Fosses nasales.

TABLE DES MATIÈRES

Pages

Avant-Propos 7

Introduction 9

Techniques et matériels utilisés 11

CHAPITRE PREMIER : **ANATOMIE GENERALE** 13

Parois osseuses 14

Aspect macroscopique 19

Cavités annexes 22

CHAPITRE II : **EMBRYOLOGIE** 23

Développement général 23

Les premiers stades du développement et histogenèse de l'épithélium olfactif 26

— Origine épiblastique 27
— Origine nerveuse 27
— Histogenèse 33

Conclusions 40

CHAPITRE III : **HISTOLOGIE GENERALE** 42

Muqueuse de type respiratoire 42

Muqueuse olfactive 46

1. Neuro épithélium olfactif 46
2. Chorion de la muqueuse olfactive 59
3. Epithélium de type intermédiaire 69

Epithélium de type intermédiaire vrai 70
Epithélium intermédiaire de nature pathologique. 72

Conclusions 76

CHAPITRE IV : **ETUDE MORPHOLOGIQUE TOPOGRAPRIQUE.** 81

Narines 81

Vestibules 82

Cavité nasale proprement dite 83

1. Cloison nasale 83

Organe de Jacobson 86
Organe olfactif de Masera 107

2. Cornet Maxillo-turbinal 109
3. Cornet Naso-turbinal 111
4. Cornets Ethmo-turbinaux 113
5. Formations accessoires des cavités nasales 114
Sinus maxillaire 114
Canal naso-lacrymal 114
Canal naso-pharyngien 116
Glande de Stenon 116
Conclusions 117

CHAPITRE V : **HISTOPHYSIOLOGIE** 120
I. **Histophysiologie de la muqueuse respiratoire** 121
II. **Histophysiologie de la muqueuse olfactive** 124
1. Conditions de l'excitation du neuro épithélium olfactif 125
a) Organe olfactif proprement dit 125
b) Organe de Masera 125
c) Organe de Jacobson 125
2. Mécanisme de l'excitation du neuro épithélium olfactif 128
3. Transmission de l'excitation 131
a) Fibres olfactives 131
b) Centres de l'olfaction 132
Rapports entre centres olfactifs et formations diencéphaliques 134
Rapports entre neuro-épithélium et bulbe olfactif 135
III. **Fosses nasales et sexualité** 138
1. Preuves des rapports naso-génitaux 138
2. Nature des rapports naso-génitaux 142
1. Influence du système génital sur les fosses nasales 142
2. Influence des fosses nasales sur la sexualité .. 144
Comportement sexuel 144
Développement des gonades et gamétogenèse 147
Appareil génital mâle 147
Appareil génital femelle 149
Influence du neuro-épithélium sur l'hypophyse 151
Conclusions 154

CONCLUSIONS GENERALES 157

BIBLIOGRAPHIE 163

Imprimerie Toulousaine (R. Lion), 2, rue Romiguières, Toulouse.

Dépôt lég. Aa 81, 1er trim. 51